



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

### About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



## Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

## Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

## Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter <http://books.google.com> durchsuchen.



3 6105 013 953 448

Stanford University Libraries



LIBRARY OF THE  
Leland Stanford Junior University

NOT TO BE TAKEN OUT OF THE LIBRARY

The Hopkins Library  
presented to the  
Leland Stanford Junior University  
by Timothy Hopkins.



Q

**JAHRBÜCHER**  
für  
**wissenschaftliche Botanik.**

Herausgegeben  
von  
**Dr. N. Pringsheim.**

---

**Fünfzehnter Band.**  
Mit 33 zum Theil farbigen Tafeln.

---

**Berlin, 1884.**  
Verlag von Gebrüder Borntraeger.  
Ed. Eggers.



H B. 189

# Inhalt.

	Seite
<b>Fr. Schmitz.</b> Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren, mit Tafel I . . .	1
I. Die Chromatophoren der Euglenen . . . . .	2
II. Die Paramylonkörner der Euglenen . . . . .	44
III. Die Pyrenoide der Süsswasser-Bacillariaceen . . . . .	114
IV. Bau und Funktion der Pyrenoide . . . . .	129
V. Feinere Struktur der Chromatophoren . . . . .	148
Figuren-Erklärung . . . . .	175
<b>C. Schwarz und K. Wehsarg.</b> Die Form der Stigmata „vor“, „während“ und nach der Bestäubung bei verschiedenen Familien, mit Tafel II—V . . .	178
Thalamiflorae . . . . .	180
Ranunculaceen . . . . .	180
1. <i>Nigella damascena</i> . L. . . . .	180
2. <i>Delphinium Ajacis</i> . L. . . . .	181
Caryophyllen . . . . .	181
Malvaceen . . . . .	183
1. <i>Malva rotundifolia</i> . L. . . . .	183
2. <i>Anoda hastata</i> . Cav. . . . .	183
Tiliaceen . . . . .	184
<i>Tilia parvifolia</i> . Ehrh. . . . .	184
Geraniaceen . . . . .	184
<i>Geranium pratense</i> . L. . . . .	184
Calyciflorae . . . . .	185
Papilionaceen . . . . .	185
<i>Lupinus mutabilis</i> . Sweet . . . . .	185
Onagraceen . . . . .	185
<i>Oenothera amoena</i> . L. . . . .	185
Umbelliferen . . . . .	186
Dipsaceen . . . . .	186
1. <i>Dipsacus laciniatus</i> . L. . . . .	186
2. <i>Scabiosa stellata</i> . L. . . . .	186
Compositen . . . . .	187
1. <i>Eupatorium syriacum</i> . Jacq. . . . .	187
2. <i>Solidago canadensis</i> . L. . . . .	187
3. <i>Silphium perfoliatum</i> . L. . . . .	188
4. <i>Centaurea scabiosa</i> . L. . . . .	189
5. <i>Pyrethrum tenuifolium</i> . Willd. . . . .	189

	Seite
6. Echinops sphärocephalus. L. . . . .	190
7. Centaurea dealbata. Willd. . . . .	190
Campanulaceen . . . . .	191
Campanula Rapunculus. L. . . . .	191
Corolliflorae . . . . .	192
Convolvulaceen . . . . .	192
1. Convolvulus sepium. L. . . . .	192
2. Convolvulus purpureus. L. . . . .	192
3. Convolvulus tricolor. L. . . . .	193
Scrophulariaceen . . . . .	193
Digitalis purpurea. L. . . . .	193
Labiaten . . . . .	194
Plantagineen . . . . .	194
Plantago major. L. . . . .	194
Monochlamydeae . . . . .	194
Polygoneen . . . . .	194
Rumex obtusifolius. L. . . . .	195
Gramineen . . . . .	195
Dactylis glomerata. L. . . . .	195
Figuren-Erklärung . . . . .	196
<b>R. Nasse.</b> Cryptica, eine neue Tuberaceengattung, mit Tafel VI—VIII . . . . .	198
Figuren-Erklärung . . . . .	206
<b>J. Abromelt.</b> Ueber die Anatomie des Eichenholzes, mit Tafel IX—XII . . . . .	209
Einleitung . . . . .	209
Die Bestandtheile des Eichenholzes im Allgemeinen . . . . .	215
Gefäße . . . . .	223
Uebergangszellen . . . . .	226
Holzspitzzellen . . . . .	227
Holzstumpzellen . . . . .	230
Eintheilung der Eichenhölzer nach ihrem anatomischen Bau . . . . .	233
1. Quercus lyrata Walt. . . . .	235
2. Quercus alba L. . . . .	236
3. Quercus Durandii Buck. . . . .	237
4. Quercus stellata Wang. . . . .	237
5. Quercus macrocarpa Mchx. . . . .	238
6. Quercus Wislizeni Alph. DeC. . . . .	238
7. Quercus Prinus L. . . . .	239
8. Quercus Garryana Dougl. . . . .	240
9. Quercus bicolor var. Michauxii Eng. . . . .	240
10. Quercus bicolor Willd. . . . .	241
11. Quercus sessiliflora Sm. . . . .	242
12. Quercus iberica Stev. . . . .	242
13. Quercus grosseserrata Bl. . . . .	243
14. Quercus castaneifolia C. A. Mey. . . . .	243
15. Quercus pedunculata Ehrh. . . . .	244
16. Quercus Thomasii Ten. . . . .	245
17. Quercus undulata var. grisea Eng. . . . .	246
18. Quercus mongolica Fisch. . . . .	246



	Seite
19. <i>Quercus macranthera</i> Fisch. et Mey. . . . .	247
20. <i>Quercus heterophylla</i> Mchx. . . . .	247
21. <i>Quercus lobata</i> Née. . . . .	249
22. <i>Quercus glandulifera</i> Bl. . . . .	250
23. <i>Quercus rubra</i> L. . . . .	251
24. <i>Quercus tinctoria</i> Bartr. . . . .	251
25. <i>Quercus imbricaria</i> Mchx. . . . .	252
26. <i>Quercus hypoleuca</i> Engelm. . . . .	253
27. <i>Quercus laurifolia</i> Mchx. . . . .	253
28. <i>Quercus Kelloggii</i> Newb. . . . .	254
29. <i>Quercus palustris</i> Mchx. . . . .	255
30. <i>Quercus falcata</i> Mchx. . . . .	256
31. <i>Quercus Catesbaei</i> Mchx. . . . .	256
32. <i>Quercus aquatica</i> Nutt. . . . .	257
33. <i>Quercus nigra</i> L. . . . .	258
34. <i>Quercus Cerris</i> L. . . . .	259
35. <i>Quercus serrata</i> Thunb. . . . .	260
36. <i>Quercus Phellos</i> L. . . . .	261
37. <i>Quercus coccinea</i> Wang. . . . .	262
38. <i>Quercus virens</i> Ait. . . . .	263
39. <i>Quercus oblongifolia</i> Torr. . . . .	263
40. <i>Quercus chrysolepis</i> Liebm. . . . .	264
41. <i>Quercus rugosa</i> Née. . . . .	264
42. <i>Quercus Ilex</i> L. . . . .	265
43. <i>Quercus coccifera</i> L. . . . .	266
44. <i>Quercus Calliprinos</i> L. . . . .	266
45. <i>Quercus lanuginosa</i> Don. . . . .	266
46. <i>Quercus paucilammellosa</i> Hook. . . . .	266
47. <i>Quercus glabra</i> Thunbg. . . . .	267
48. <i>Quercus Burgeri</i> Bl. . . . .	268
49. <i>Quercus gilva</i> Bl. . . . .	268
50. <i>Quercus thalassica</i> Hance. . . . .	268
51. <i>Quercus Suber</i> L. . . . .	269
52. <i>Quercus agrifolia</i> Née. . . . .	270
53. <i>Quercus glauca</i> Thunbg. . . . .	270
54. <i>Quercus cuspidata</i> Thunbg. . . . .	271
55. <i>Quercus dilatata</i> Lindl. . . . .	272
Kurze Uebersicht über die Gruppierung der Eichen nach anatomi-	
schen Gesichtspunkten . . . . .	273
Figuren-Erklärung . . . . .	279
<b>F. Johow.</b> Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu	
den Standortsverhältnissen . . . . .	282
I. Anpassungen der Laubblätter an Standorte verschiedener Beleuch-	
tungsintensität mit Rücksicht auf die Vorgänge in den Chlorophyll-	
körpern . . . . .	284
1. Schutzmittel jugendlicher Organe gegen intensives Licht . . .	285
2. Beziehungen der Eigenschaften erwachsener Assimilations-	
organe zu der Beleuchtungsintensität des Standortes . . .	286

	Seite
a) Habituelle, der Pflanzenart eigenthümliche Blattlage gegen den Horizont . . . . .	288
b) Beugungen und Faltungen der Spreite an sonnigen Standorten . . . . .	292
c) Variationsbewegungen von Blättern als Schutzmittel gegen intensives Licht . . . . .	295
d) Einfluss des Lichtes auf den anatomischen Bau der Laubblätter . . . . .	297
II. Schutzeinrichtungen der leitenden Gewebe des Blattes gegen intensives Licht. . . . .	299
III. Anpassungen der Laubblätter an sonnige Standorte mit Rücksicht auf die Transpiration . . . . .	303
a) Verkleinerung der transpirirenden Flächen . . . . .	303
b) Profilstellung der Transpirationsorgane gegen die Richtung der Sonnenstrahlen . . . . .	305
c) Vor Verdunstung schützendes Integument. . . . .	306
d) Verstärkung des Wasserversorgungsapparates. . . . .	308
<b>F. von Höhnelt.</b> Ueber den Einfluss des Rindendruckes auf die Beschaffenheit der Bastfasern der Dicotylen, mit Tafel XIII—XV . . . . .	311
I. Historisches . . . . .	312
II. Vorkommen und Verbreitung der Verschiebungen . . . . .	316
III. Histologische Untersuchung und Erklärung der Verschiebungen . . . . .	319
Zusammenfassung . . . . .	324
Figuren-Erklärung . . . . .	325
<b>F. G. Kohl.</b> Beitrag zur Kenntniss des Windens der Pflanzen, mit Tafel XVI . . . . .	327
Historisches . . . . .	328
Neigungswinkel der Windungen . . . . .	348
Torsionen . . . . .	353
Freie Windungen . . . . .	358
Figuren-Erklärung . . . . .	360
<b>F. Johow.</b> Die Gruppe der Hymenolichenen. Ein Beitrag zur Kenntniss basidiosporer Flechten, mit Tafel XVII—XXI . . . . .	361
I. Darlegung der Befunde . . . . .	363
A) Die Gattung <i>Cora</i> Fries . . . . .	363
B) Die Gattung <i>Rhipidonema</i> Mattirola . . . . .	378
<i>Rhipidonema ligulatum</i> Mattirola. ( <i>Cora ligulata</i> Krempelhuber) . . . . .	378
C) Die Gattung <i>Dictyonema</i> Agardh . . . . .	380
<i>Dictyonema sericeum</i> Montagne. ( <i>Dichonema sericenum</i> Fries) . . . . .	380
D) Die Gattung <i>Laudatea</i> mihi . . . . .	386
<i>Laudatea caespitosa</i> mihi . . . . .	386
II. Vergleichende Uebersicht der Ergebnisse . . . . .	393
III. Zur Systematik und Nomenclatur . . . . .	398
A) <i>Cora</i> . . . . .	398
B) <i>Rhipidonema</i> , <i>Dictyonema</i> und <i>Laudatea</i> . . . . .	404
Figuren-Erklärung . . . . .	408
<b>G. H. Miller.</b> Untersuchungen über die Epidermis der Blütenblätter, mit Tafel XXII—XXIII . . . . .	411
Uebersicht der untersuchten Blüthenepidermen . . . . .	442

Inhalt.	VII
Nachschrift . . . . .	Seite 446
Figuren-Erklärung . . . . .	449
<b>P. Terletzki.</b> Anatomie der Vegetationsorgane von <i>Struthiopteris germanica</i> Willd. und <i>Pteris aquilina</i> L., mit Tafel XXIV—XXVI. . . . .	452
<i>Struthiopteris germanica.</i>	
Ausläufer . . . . .	453
Stamm . . . . .	470
Wurzel . . . . .	471
Unfruchtbarer Blattstiel . . . . .	473
Blattspreite . . . . .	483
Fertiler Blattstiel . . . . .	483
<i>Pteris aquilina.</i>	
Rhizom . . . . .	484
Wurzel . . . . .	488
Blattstiel . . . . .	491
Blattspreite . . . . .	493
Nachtrag: Ueber den Zusammenhang der Zellen und über Protoplasma in Zwischenzellräumen . . . . .	495
Figuren-Erklärung . . . . .	498
<b>Emil Heinricher.</b> Ueber isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der europäischen, speciell der deutschen Flora, mit Tafel XXVII—XXXI	502
I. Verzeichnis der untersuchten Pflanzen-Familien und -Arten nebst Standortsangaben und Kennzeichnung der Beschaffenheit der Standorte . . . . .	507
II. Die Stellung der isolateralen Blätter gegen den Horizont; Form äussere Charakteristik dieser Blätter . . . . .	511
III. Anatomische Verhältnisse . . . . .	523
A. Descriptiver Theil . . . . .	523
B. Theoretischer Theil . . . . .	544
IV. Biologische Betrachtungen . . . . .	556
Figuren-Erklärung . . . . .	565
<b>Emil Godlewski.</b> Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen . . .	569
<b>B. Nesso.</b> <i>Hysterangium rubricatum.</i> Eine neue Hymenogastreenspecies, mit Tafel XXXII . . . . .	631
Figuren-Erklärung . . . . .	641
<b>P. Korschelt.</b> Zur Frage über das Scheitelwachsthum bei den Phanerogamen, mit Tafel XXXIII . . . . .	642
I. Gymnospermen . . . . .	646
A. Coniferen . . . . .	647
<i>Pinus Abies</i> L. ( <i>Picea excelsa</i> Lk.) . . . . .	647
<i>Pinus orientalis</i> L. . . . .	650
<i>Pinus canadensis</i> . . . . .	652
Cupressineen. . . . .	653
B. Gnetaceen. . . . .	655
II. Angiospermen . . . . .	656
<i>Elodea canadensis</i> Rich. ( <i>Anacharis Alsinastrum</i> Bab.) . . .	659
<i>Eulalia japonica</i> Trin. ( <i>Erianthus japonicus</i> Beauv.) . . .	662

**VIII****Inhalt.**

	<b>Seite</b>
Saccharum officinarum L. . . . .	663
Festuca rubra und F. capillifolia . . . . .	665
Panicum plicatum . . . . .	666
Lemna minor . . . . .	667
Ceratophyllum submersum L. . . . .	668
Myriophyllum verticillatum . . . . .	669
Utricularia minor. . . . .	670
Schlussbetrachtung . . . . .	671
Figuren-Erklärung . . . . .	673

---

## Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichnis.

	Seite
<b>J. Abromeit.</b> Ueber die Anatomie des Eichenholzes. Hierzu Tafel IX—XII	209
<b>E. Godlewski.</b> Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen . . . .	569
<b>Emil Heinricher.</b> Ueber isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der europäischen, speciell der deutschen Flora. Hierzu Taf. XXVII—XXXI	520
<b>B. Hesse.</b> Cryptica, eine neue Tuberaceengattung. Hierzu Tafel VI—VIII	198
<b>B. Hesse.</b> Hysterangium rubricatum. Eine neue Hymenogastreenspecies. Hierzu Tafel XXXII . . . . .	681
<b>G. H. Hiller.</b> Untersuchungen über die Epidermis der Blütenblätter. Hierzu Tafel XXII—XXIII . . . . .	411
<b>F. v. Höhnelt.</b> Ueber den Einfluss des Rindendruckes auf die Beschaffenheit der Bastfasern der Dicotylen. Hierzu Tafel XIII—XV . . . . .	311
<b>F. Johow.</b> Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortverhältnissen . . . . .	282
<b>F. Johow.</b> Die Gruppe der Hymenolichenen. Ein Beitrag zur Kenntniss basidiosporer Flechten. Hierzu Tafel XVII—XXI . . . . .	361
<b>F. G. Kohl.</b> Beitrag zur Kenntniss des Windens der Pflanzen. Hierzu Tafel XVI	327
<b>P. Korschelt.</b> Zur Frage über das Scheitelwachsthum bei den Phanerogamen. Hierzu Tafel XXXIII . . . . .	642
<b>Fr. Schmitz.</b> Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren. Hierzu Tafel I	1
<b>C. Schwarz und K. Wehsarg.</b> Die Form der Stigmata „vor“, „während“ und nach der Bestäubung. Hierzu Tafel II—V . . . . .	178
<b>P. Terletzki.</b> Anatomie der Vegetationsorgane von <i>Struthiopteris germanica</i> Willd. und <i>Pteris aquilina</i> L. Hierzu Tafel XXIV—XXVI . . . .	452
Dazu Nachtrag: Ueber den Zusammenhang der Zellen und über Proto- plasma in Zwischenzellräumen . . . . .	495



## Verzeichniss der Tafeln.

---

- Tafel I. Chromatophoren, (siehe Seite 175).  
Tafel II—V. Form der Stigmata, (siehe Seite 196).  
Tafel VI—VIII. Mycelium und Fruchtkörper von *Cryptica lutea*, (siehe Seite 206).  
Tafel IX—XII. Zur Anatomie des Eichenholzes, (siehe Seite 279).  
Tafel XIII—XV. Ringstreifen und Verschiebungen der Bastfasern, (s. S. 325).  
Tafel XVI. Winden der Pflanzen, (siehe Seite 360).  
Tafel XVII—XXI. Habitus, Wuchs und Bau der Hymenolichenen, (s. S. 408).  
Tafel XXII—XXIII. Epidermis der Blütenblätter, (siehe Seite 449).  
Tafel XXIV—XXVI. Zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Struthiopteris germanica*, (siehe Seite 498).  
Tafel XXVII—XXXI. Zur Anatomie und Physiologie der Laubblätter, (s. S. 565).  
Tafel XXXII. Anatomie von *Hysterangium rubicatum*, (siehe Seite 641).  
Tafel XXXIII. Scheitelzellwachsthum bei Phanerogamen, (siehe Seite 673).



1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

# Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren.

Von

**Fr. Schmitz.**

Mit Tafel I.

---

Seit der Publikation meiner Abhandlung über „die Chromatophoren der Algen“ ist die morphologische Kenntniss der Chromatophoren durch eine Reihe neuerer Arbeiten erweitert worden. Durch die Untersuchungen von Schimper und Arthur Meyer ward für die Mehrzahl der allgemeinen Resultate, die ich durch das Studium der Algen gewonnen hatte, eine allgemeine Geltung auch für die Phanerogamen mehr oder minder vollständig nachgewiesen. Dadurch haben meine genannten allgemeinen Resultate sehr rasch eine zwar indirekte, aber darum doch nicht minder wichtige Bestätigung erfahren.

In mehreren Einzelpunkten jedoch haben die neueren Arbeiten über die Chromatophoren den Angaben meiner erwähnten Abhandlung widersprochen. Ich sah mich dadurch veranlasst, verschiedene Einzelheiten meiner früheren Darstellung einer erneuten Prüfung zu unterziehen. Hierbei aber ward ich zugleich in einzelnen Fällen zu weiterer Ausdehnung meiner früheren Untersuchungen veranlasst und in einigen Punkten zur Erweiterung meiner früheren Ansichten über die Chromatophoren hingeführt.

Im Folgenden sollen die Resultate dieser Untersuchungen im Einzelnen ausführlicher zur Darstellung gelangen.

---

## I. Die Chromatophoren der Euglenen.

In meiner Abhandlung über „die Chromatophoren der Algen“ hatte ich für eine grosse Anzahl von Algen, denen man bis dahin homogen grün gefärbtes Protoplasma zuschrieb, den Nachweis geführt, dass ein solches „ungeformtes Chlorophyll“ in Wirklichkeit nicht vorhanden ist, diesen Formen vielmehr ebenso wie sämtlichen sog. höheren Pflanzen stets geformte Chromatophoren zukommen. Unter der Zahl der eingehender beschriebenen Formen war auch die Gattung *Euglena*, die ich den Algen zurechnete, aufgeführt und die Gestaltung ihrer Chromatophoren bei zwei genauer untersuchten Arten ausführlich geschildert worden.

Neuerdings hat nun die monographische Bearbeitung der *Euglenaceen* von Klebs<sup>1)</sup>, die in vielen Punkten die bisherige Kenntniss dieser Gruppe sehr wesentlich erweitert hat, gezeigt, dass bei anderen Arten der Euglenen die Chromatophoren eine Ausbildung besitzen, welche von den Angaben meiner Darstellung beträchtlich abweicht. Gleichzeitig aber hat diese Abhandlung von Klebs diese meine Angaben auch für die von mir beschriebenen Euglenen theils in Frage gestellt, theils direkt bestritten.

Dadurch sah ich mich veranlasst, die Gestaltung der Chromatophoren bei den Englenen aufs Neue einer eingehenderen Untersuchung zu unterwerfen, um einerseits festzustellen, inwieweit jener Widerspruch gegen meine früheren Angaben begründet sei, andererseits die Variationen in der Gestaltung der Chromatophoren bei den Englenaceen und namentlich die eigenthümliche Ausbildung ihrer Pyrenoiden, die Klebs für eine Reihe von Formen beschrieben hat, aus eigener Anschauung kennen zu lernen.

---

Meine früheren Angaben (l. c. p. 18–19, 41–42, 155–159) über den Bau der Chromatophoren von *Euglena* bezogen sich auf zwei Spezies dieser Gattung, die ich als *E. viridis* und *E. oxyuris*

---

1) Klebs, Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen I. 2. 1883.

bezeichnet hatte. Für beide Spezies werden meine damaligen Angaben von Klebs bestritten.

Was zunächst die einfacher gebaute jener beiden *Euglena*-Arten, *E. viridis* Ehb., betrifft, so hatte ich dieser Form ein einzelnes, unregelmässig sternförmiges Chromatophor zugeschrieben, dessen Mittelstück, von einer hohlkugeligen Schicht von Paramylonkörnern umschlossen, ein einzelnes Pyrenoid eingelagert enthielte. Die beigelegte Abbildung zeigte, dass von dem centralen Mittelstück des Chromatophors schmal-bandförmige Fortsätze gegen die Peripherie des spindelförmig gestalteten Zellkörpers ausstrahlen, um dann längs der Aussenfläche des letzteren gegen die beiden Enden desselben hin zu verlaufen.

Demgegenüber sollen nun nach Klebs (l. c. p. 35, 67) bei *E. viridis* zahlreiche bandförmige Chlorophyllkörner „spiralg in dem peripherischen Cytoplasma“ verlaufen; in der Mitte des ganzen Zellkörpers aber soll „ein Haufen dicht gedrängter Paramylonkörner“ vorhanden sein, „zu welchem die Chlorophyllträger sowohl oberwie unterhalb hinstrahlen“. Von einem Zusammenhang dieser „Bänder mit dem in der Mitte des Paramylonhaufens befindlichen Cytoplasma“ (das Klebs „nicht als Pyrenoid, sondern nur als eine Differenzirung des Paramylon bildenden Plasmas ansehen“ kann) und einer Vereinigung derselben zur Bildung eines sternförmigen Chromatophors hat Klebs sich nicht überzeugen können, dagegen gesehen, „wie einzelne Bänder mit beiden Enden frei endigten.“ — Die beigelegte Abbildung (Taf. I. Fig. 2) giebt nur ein allgemeines Habitusbild ohne präzise Ausführung der Einzelheiten des Baues der Chromatophoren, ist als Habitusbild aber sehr charakteristisch.

Diese seine Auffassung stützt Klebs im Wesentlichen darauf, dass er gesehen habe, „wie einzelne Bänder mit beiden Enden frei endigten,“ während er sich von der thatsächlichen Begründung meiner Angaben nicht überzeugen konnte. „Am sichersten“ aber träte „die Richtigkeit“ seiner „Ansicht bei der in Mistpfützen vorkommenden Form *β. olivacea* von *Euglena viridis* hervor“, bei der häufig die Chlorophyllbänder zerschlitzt und gelappt seien oder einzelne Lappen sich abschnürten und scheibenförmige Stücke bildeten.

Ich selbst habe nun bisher noch nicht Gelegenheit gehabt, bei

der typischen *E. viridis* einzelne, beiderseits frei endigende Chlorophyllbänder zu Gesicht zu bekommen. Doch habe ich durchaus keine Ursache, das thatsächliche Vorkommen solcher Bildungen, wie sie Klebs hier beschreibt, zu bezweifeln. Bei meinen vergleichenden Untersuchungen über die Chromatophoren der Algen habe ich oft genug den Fall beobachtet, dass die Gestaltung der Farbstoffträger einzelner Zellen von der typischen Gestaltungsweise mehr oder weniger weit abwich. Solche Unregelmässigkeiten der Ausbildung sind je nach der einzelnen Algenspezies bald häufiger, bald weniger häufig. Für die Feststellung der normalen, regelmässigen Gestaltung der Chromatophoren aber können solche Ausnahmefälle unmöglich maassgebend sein. — Durchaus unrichtig aber dürfte es doch wohl sein, die Gestaltung der Chromatophoren einer bestimmten Einzelform aus der Ausbildung, welche den Chromatophoren einer anderen, wenn auch verwandten Form eigen ist, beweisen zu wollen, namentlich, wenn für die betreffende Form bereits eine bestimmte entgegengesetzte Angabe vorhanden ist.

Im vorliegenden Falle der *E. viridis* hat nun Klebs die Gestaltung der Farbstoffträger, die er selbst für diese Spezies als die normale, regelmässige ansieht, seiner eigenen Aussage zufolge nur in einzelnen Fällen direkt beobachtet, keineswegs durch direkte Beobachtung wirklich als die allgemein verbreitete, regelmässige erkannt. Hauptsächlich aber gründet er seinen Widerspruch gegen meine früheren Angaben auf die Beobachtung einer differenten Form, die er als Varietät zu *E. viridis* hinzuzieht.

Allerdings ist nun freilich die direkte Aufklärung der vorliegenden Frage eine ziemlich schwierige Aufgabe mikroskopischer Untersuchung. Meist sind die Individuen von *E. viridis* so reich an Paramylonkörnern, dass es einfach unmöglich ist, an der lebenden Zelle unmittelbar die Gestaltung der Chromatophoren zu ermitteln. Zuweilen aber findet man dennoch sehr körnerarmes Material, dessen Individuen nur wenige kleine Paramylonkörner in der mittleren hohlkugeligen Körnerschicht enthalten und dadurch eine genaue Erforschung ihres inneren Baues ermöglichen. Solches Material hatte ich im September 1881 untersucht und hatte daran durch direkte Beobachtung festgestellt, dass allgemein ein einzelnes sternförmiges Chromatophor (mit hohlkugeliger Paramylon-



schicht um das Mittelstück) in der einzelnen Zelle vorhanden sei. Solches Material habe ich späterhin, als ich bei Ausarbeitung des Manuscriptes meiner Abhandlung meine früheren Beobachtungen wiederholen wollte, nicht mehr auffinden können und habe deshalb damals zu den Methoden künstlicher Aufhellung des Zellinneren greifen müssen. Mit Hülfe dieser Methoden aber gelang es mir dann, auch an dem weniger günstigen Untersuchungsmaterial die früher gewonnenen Resultate neu zu bestätigen.

Infolge der jüngsten Angaben von Klebs habe ich nun neuerdings abermals meine Beobachtungen über *E. viridis* wiederholt und dabei meine früheren Angaben abermals in allen Punkten bestätigt gefunden.

Ich muss deshalb auf Grund dieser erneuten Beobachtungen jene früheren Angaben über *E. viridis*<sup>1)</sup> vollständig aufrecht erhalten.

Die einzelne Zelle von *E. viridis* (Taf. I. Fig. 2) enthält ein einzelnes unregelmässig sternförmiges Chromatophor (ausnahmsweise zwei derartige Chromatophoren hinter einander), dessen central gelagertes Mittelstück von einer hohlkugeligen Schicht kleiner Paramylonkörner umhüllt ist, während die dünnen Fortsätze desselben, die Paramylonschicht durchsetzend, gegen die Oberfläche der Zelle hin strahlen, um hier in Gestalt schmäler, ein wenig geschlängeltes Bänder längs der Oberfläche gegen das nächstgelegene Zellende hin zu verlaufen.

Diese Gestaltung des Chromatophors lässt sich zuweilen an sehr körnerarmen Individuen an der lebenden Zelle direkt feststellen (ich habe solche Individuen noch in allerjüngster Zeit wieder aufgefunden), in den meisten Fällen aber macht die störende Lichtbrechung der vorhandenen Paramylonkörner an der lebenden Zelle dies unmöglich. Ist die Menge der Paramylonkörner etwas grösser, doch immer noch fast ausschliesslich auf die hohlkugelige Paramylonschicht beschränkt, so gelingt es wohl, an (mittelst Jodwasser) gehärtetem Materiale direkt oder nach Zusatz von Glycerin das sternförmige Chromatophor deutlich zu unterscheiden; weit leichter aber

---

1) Von der Form, die Klebs als Varietät *β. olivacea* mit *E. viridis* vereinigt, wird weiterhin noch eingehender die Rede sein.

ist dies der Fall, wenn man durch geeignete Färbungsmittel (ich fand am zweckmässigsten eine Auflösung von Gentianaviolett in Wasser) zuvor das Chromatophor färbt und dann die Zelle in Wasser oder noch besser in Glycerin untersucht; noch besser gelingt dies, wenn man die störende Lichtbrechung der Paramylonkörner ganz beseitigt, indem man die Zelle (mit oder ohne vorherige Färbung mittelst Hämatein-Ammoniak) in ätherischem Oele untersucht; am schnellsten aber führt eine Aufquellung der Paramylonkörner mittelst sehr verdünnter Kalilauge, die man rasch wieder auswäscht, zu dem Ziele, den störenden Glanz der Paramylonkörner unschädlich zu machen, und ergiebt Präparate, die zum Theil schon direkt, zum Theil erst nach vorheriger Färbung mittelst Gentianaviolett (bei Untersuchung in Wasser oder Glycerin) ganz überzeugende Bilder liefern. Ist jedoch die Menge der Paramylonkörner eine grössere, so führen oft nur die letzteren Methoden, die Untersuchung in ätherischem Oele oder die Behandlung mit Kalilauge, zu einer sicheren Entscheidung. Bei sehr körnerreichen Individuen aber lassen schliesslich auch diese Methoden der Untersuchung nur noch ganz undeutlich die ursprüngliche Gestalt der Chromatophoren erkennen.

An nicht allzu körnerreichen Individuen von *E. viridis* aber gelangt man durch die angegebenen Untersuchungsmethoden stets leicht zu dem Ziele, die sternförmige Gestalt des Chromatophors direkt zu beobachten und ganz sicher festzustellen. —

Das unregelmässig rundlich-eckige Mittelstück dieses sternförmigen Chromatophors ist, wie schon erwähnt, ringsum von dicht anliegenden Paramylonkörnern bedeckt, welche zu einer meist etwas unregelmässigen hohlkugeligen Schicht zusammenschliessen. Die mehr oder minder zahlreichen Fortsätze des Mittelstücks durchbrechen diese hohlkugelige Paramylonschicht und geben derselben, sofern sie in etwas grösserer Anzahl vorhanden sind, leicht den Anschein eines ganz unregelmässigen „Körnerhaufens“.

Im Inneren dieses „Körnerhaufens“ erkennt Klebs nur „eine dichtere Masse des Cytoplasmas“, die er „nur als eine Differenzirung des Paramylon bildenden Plasmas ansehen“ kann. Ich selbst sehe dagegen deutlich diese „dichtere Masse“, die nach aussen durch die Körner der Paramylonschicht begrenzt wird, zwischen diesen Körnern dünne grün-gefärbte Fortsätze hervorstrecken, welche, sich



etwas bandförmig verbreiternd, in die wandständigen Chlorophyllbänder auslaufen.

Dieses Mittelstück des sternförmigen Chromatophors, wie ich diese „dichtere Masse“ deshalb bezeichnen muss, erscheint übrigens bei verschiedenen Individuen in ziemlich wechselnder Ausbildung; bald von geringerer, bald von etwas beträchtlicherer Grösse und unregelmässig gerundeter Gestaltung weist es vor Allem eine ziemlich wechselnde Lichtbrechung und Dichte der Substanz auf. Zuweilen tritt es als glänzender, anscheinend farbloser Körper inmitten des „Paramylonhaufens“ deutlich hervor, in anderen Fällen ist es nur wenig durch besonderen Glanz unterschieden, in anderen Fällen endlich müht man sich vergebens ab, an der lebenden Zelle inmitten des Körnerhaufens einen Körper von stärkerem, eigenartigem Glanze zu erkennen. An gehärtetem Materiale erscheint dieser Körper entsprechend bald dichter, bald weniger dicht und glänzend und nimmt bald mehr, bald weniger deutlich durch Färbungsmittel (Hämatein-Ammoniak, Nigrosin, Gentianaviolett u. s. w.) eine distinkte Färbung an. Alles dies aber weist darauf hin, dass dieses Mittelstück des Chromatophors bald substanzreicher, bald weniger substanzreich, zuweilen sogar sehr substanzarm ist.

Je dichter und substanzreicher dieses Mittelstück des Chromatophors aber ist, um so deutlicher zeigt seine Masse die Reaktionen der Pyrenoide anderer Algen. An der lebenden Zelle erscheint sie homogen, farblos und stärker lichtbrechend als das Protoplasma und die übrige Substanz des Chromatophors; durch Jod erhärtet, nimmt sie Farbstoffe reichlich auf und färbt sich z. B. durch Hämatein-Ammoniak oder durch Gentianaviolett etwas intensiver als die Substanz der wandständigen „Chlorophyllbänder“. Alles dies bestimmte mich seiner Zeit, diesem Mittelstück des sternförmigen Chromatophors „ein einzelnes Pyrenoid, das oft nur wenig deutlich gegen die dünne Schicht der umgebenden Substanz sich absetzt“ (l. c. p. 42), zuzuschreiben. (In der damals beigefügten Abbildung Fig. 19 ist dieses Pyrenoid sehr scharf gegen die umgebende Substanz abgesetzt, da ich „der leichteren Uebersicht wegen“ in allen Figuren die Pyrenoide und Chromatophoren gleichmässig ausgeführt hatte, wie die Vorbemerkung zur Figurenerklärung (p. 177) ausdrücklich hervorhebt.) Ich halte diese Deutung als Pyrenoid auch

jetzt noch vollständig aufrecht, doch muss ich hinzusetzen, dass die Abgrenzung desselben gegen die umgebende Chromatophoren-Substanz in der Mehrzahl der Fälle eine sehr wenig deutliche ist, ja dass es häufig ganz unmöglich ist, namentlich bei wenig substanzreichen Pyrenoiden, diese gegen die umgebende Chromatophoren-Substanz scharf abzugrenzen. (Die Abbildung Taf. I. Fig. 12 zeigt ein sehr substanzreiches Pyrenoid; doch ist auch hier die Begrenzung desselben eine keineswegs scharfe und deutliche.) Die Substanz des Pyrenoids geht vielmehr in der Mehrzahl der Fälle ganz allmählich in die Chromatophoren-Substanz über. Niemals aber gelang es mir, durch härtende Reagentien innerhalb des Mittelstücks der Chromatophoren die Substanzmasse des Pyrenoids von der umgebenden Chromatophoren-Substanz abzulösen und selbständig zur Contraktion zu bringen, was bei den substanzreichen Pyrenoiden der meisten grünen Algen ziemlich leicht zu erreichen ist.

Dieses Verhalten des Chromatophoren-Mittelstücks legt wohl die Deutung nahe, das ganze Mittelstück als nacktes Pyrenoid, dem die Chlorophyllbänder aussen angeheftet sind, aufzufassen. Allein abgesehen davon, dass bisher nackte Pyrenoide noch nirgends mit Sicherheit nachgewiesen worden sind (von den angeblich nackten Pyrenoiden, die in letzterer Zeit bei Euglenaceen und Bacillariaceen beschrieben worden sind, wird weiterhin die Rede sein), geht die Substanz des Mittelstücks ohne jede scharfe Grenze in die Substanz der Fortsätze über, und ausserdem glaube ich auch an denjenigen Stellen der Peripherie des Mittelstückes, denen die Paramylonkörner aussen anliegen, stets eine dünne, wenn auch keineswegs scharf abgesetzte Schicht von Chromatophoren-Substanz von der mittleren Pyrenoid-Masse unterscheiden zu können, eine Schicht, die an gehärtetem und gefärbtem Materiale als schmale dunklere Grenzschicht zuweilen sehr scharf hervortritt. Alles dies macht meines Erachtens die Deutung des Mittelstücks als nacktes Pyrenoid unmöglich.

Dagegen glaube ich den sämtlichen angeführten Thatsachen am besten gerecht zu werden durch die Auffassung, dass dem unregelmässig rundlich-eckig gestalteten Mittelstück des sternförmigen Chromatophors in seinem Inneren eine besondere Pyrenoid-Substanz bald in geringerer, bald in reichlicherer Menge eingelagert sei. Je mehr dieser Pyrenoid-Substanz der Chromatophoren-Substanz beige-



mennt ist, um so schärfer setzt sich das Innere des Mittelstücks gegen dessen Peripherie und gegen die übrigen Abschnitte des Chromatophors ab, um so deutlicher erscheint ein selbständig abgegrenztes Pyrenoid ausgebildet. Doch erlangt dies Pyrenoid hier niemals denselben Grad selbständiger Ausbildung wie beispielsweise die Pyrenoide von *Spirogyra*, *Licmophora* u. a. Algen.

Die gesammte vorstehende Darstellung bezieht sich ausschliesslich auf die typische *E. viridis* Ehrbg., die in Strassenrinnen und Strassenpflützen bei regnerischem Wetter so weit verbreitet ist.

Dagegen fand ich jüngst in einem Wasserloche auf den Weiden der Rhein-Ebene bei Cleve (am Niederrhein) eine Form von *Euglena*, die mit jener typischen *E. viridis* in der Gestaltung der einzelnen Zelle durchaus übereinstimmte. Die metabolischen Bewegungen der lebhaft umherschwärmenden Individuen waren aber weit weniger energisch als bei der typischen *E. viridis*. Vor Allem aber wich diese Form von der gewöhnlichen *E. viridis* dadurch ab, dass die Individuen derselben vielfach während des Umherschwärmens mit einer dicken Gallerthülle (nach Art der Gallerthüllen, die Klebs (l. c.) für *E. velata* und *E. sanguinea* beschrieben hat) umgeben waren, die Bildung kugelig abgerundeter Ruhestadien, die bei *E. viridis* so leicht zu erhalten sind, aber niemals beobachtet werden konnte.

Ich trage deshalb Bedenken, diese Form direkt mit der typischen *E. viridis* zu vereinigen, und möchte dieselbe hier lieber als besondere Varietät von dieser typischen *E. viridis* unterscheiden.

Diese Varietät von *E. viridis* erwies sich nun ausgezeichnet durch eine ganz besonders übersichtliche Beschaffenheit des inneren Baues. Die Menge der Paramylonkörner war in der Mehrzahl der beobachteten Individuen eine ziemlich geringe und liess die Gestalt des Chromatophors vollkommen deutlich erkennen. Dieses aber erwies sich schon an den lebenden Zellen mit vollkommener Deutlichkeit und Klarheit als sternförmig gestaltet mit ziemlich dickem Mittelstück, in diesem Mittelstück aber trat ein sehr substanzreiches Pyrenoid aufs schärfste hervor. Gehärtete Exemplare vermochten kaum, die Gestaltung des Chromatophors noch deutlicher hervortreten zu lassen; dagegen war es leicht, an

solchen Exemplaren durch geeignete Färbungsmittel (Hämatein-Ammoniak, Nigrosin, Gentianaviolett) eine distinkte Färbung der Pyrenoide hervorzurufen und diese dadurch noch leichter erkennbar zu machen.

Kurzum, bei der Untersuchung dieser Varietät von *E. viridis* war ein Zweifel an der sternförmigen Gestaltung des Chromatophors und an dem Vorhandensein eines Pyrenoids im Inneren des Mittelstückes dieses Chromatophors gar nicht möglich.

---

Die zweite Spezies von *Euglena*, für welche ich in meiner Abhandlung über „die Chromatophoren der Algen“ die Gestaltung der Chromatophoren beschrieben hatte, bezeichnete ich damals als *E. oxyuris*. Ich schrieb dieser Art eine „Mehrzahl“ unregelmässig sternförmiger Chromatophoren<sup>1)</sup> von analoger Ausbildung wie die zuvor besprochenen der *E. viridis* zu, Chromatophoren, die so geordnet sind, dass der Zellkern ungefähr in der Mitte der Zelle liegt, die Chromatophoren oberhalb und unterhalb desselben sich vertheilen (l. c. p. 158, vgl. auch die Abbildung Fig. 20).

Diese meine Angaben über *E. oxyuris* bestreitet Klebs. Er selbst beschreibt für *E. oxyuris* „runde, scheibenförmige Chlorophyllträger“, die „so klar und deutlich“ sind, dass über ihre Gestaltung „kein Zweifel sein kann“. Klebs (l. c. p. 34. Anm. 3) vermag sich deshalb meine abweichenden Angaben nicht zu deuten und vermuthet, dass ich vielleicht eine andere Art als *oxyuris* untersucht haben möchte<sup>2)</sup>.

Ich selbst hatte die Spezies, die ich damals untersuchte, mit Hülfe der Abbildungen bei Stein (Der Organismus der Infusions-

---

1) l. c. p. 41; auch p. 158 heisst es ausdrücklich „zwei oder mehr sternförmige Chromatophoren“.

2) Klebs findet dabei meine Abbildung der angeblichen *E. oxyuris* „zu schematisch gehalten, um über ihren Artcharakter urtheilen zu können“. Meine Abbildung giebt aber in Wirklichkeit ein genaues Abbild des optischen Längsschnittes eines bestimmten einzelnen Individuums der untersuchten Spezies. Dass Klebs nach dieser Abbildung über den Artcharakter dieser Form nicht zu urtheilen vermochte, thut mir leid. Dieses sein Missgeschick lag aber weniger an der Ausführung der Abbildung, als an dem Umstande, dass Klebs die abgebildete Form, die in seiner Monographie nirgends erwähnt ist, unbekannt gelieben war.

thiere. III. Abth. 1. Hälfte. Taf. 19—21) bestimmt und hatte dieselbe dabei mit einer Abbildung von *E. oxyuris* (Taf. 20. Fig. 5), die freilich von der Gestaltung der Chromatophoren gar nichts berichtet, hinreichend übereinstimmend gefunden, um sie als *E. oxyuris* zu bezeichnen. Ich zweifle aber nicht, dass Klebs, der sich bei der Bearbeitung seiner Monographie der Euglenaceen sehr viel eingehender mit der Unterscheidung der Spezies innerhalb dieser Gruppe zu beschäftigen hatte, seinerseits die richtige Form als *E. oxyuris* Schmarda beschrieben hat. Diese seine Beschreibung der *E. oxyuris* (l. c. p. 75—76) aber passt auf die *Euglena*, die ich seiner Zeit als *E. oxyuris* beschrieben und abgebildet habe, ganz und gar nicht. Ich habe also damals in der That, wie Klebs schon vermuthete, eine ganz andere Art als *E. oxyuris* untersucht; und damit klärt sich der Widerspruch der beiderseitigen Angaben sehr einfach auf.

Bei genauerem Vergleiche der damals beschriebenen Art und der Formen, die Klebs jetzt in seiner Monographie aufzählt, finde ich nun diese Art mit keiner einzigen dieser letzteren identisch. Dagegen aber finde ich diese Art bereits früher von Dujardin<sup>1)</sup>

1) Dujardin, Histoire naturelle des zoophytes. Infusoires. 1841. p. 362; pl. 5. fig. 15—16.

Die Beschreibung, die Dujardin an dieser Stelle von *E. geniculata* giebt, ist sehr kurz und knapp; ich füge deshalb hier eine etwas ausführlichere Charakteristik dieser Spezies bei.

*Euglena geniculata* Duj. (Zoophytes infusoires. p. 362); Perty, Kleinste Lebensf. p. 167.

Körper in der Bewegung langgestreckt cylindrisch oder bandförmig, hinten in eine farblose, mehr oder weniger deutlich abgesetzte Spitze zugeshärft. Zellhaut sehr fein spiralig gestreift. Zellkern ungefähr in der Mitte des Körpers, nicht selten etwas weiter nach hinten gerückt. Chromatophoren 2—4 (selten mehr), unregelmässig sternförmig, gleichmässig oberhalb und unterhalb des Zellkerns vertheilt. Die pyrenoidhaltigen Mittelstücke der Chromatophoren von Paramylonkörnern in hohlkugeligiger Schicht umhüllt, in der Mittellinie des Zellkörpers gereiht, während die schmalbandförmigen Fortsätze der Chromatophoren an der Oberfläche des Zellkörpers dicht gedrängt in der Längsrichtung verlaufen. Zilie kürzer als der Körper.

Durchschnittliche Lg. = 0,07 mm, Br. = 0,012 mm.

Die Theilung der Zelle erfolgt in kugelig-abgerundetem Zustande innerhalb einer sehr dünnen Hüllhaut.

Diese lebhaft hellgrüne Art lebt meist auf dem Grunde des Wassers und kriecht hier unter fortwährendem Wechsel der Gestaltung umher. Der langgestreckt cylindrische Körper krümmt sich vielfach halbmondförmig ein, setzt die farblose



beschrieben als *E. geniculata*, und sei dieselbe deshalb im Folgenden unter diesem Namen aufgeführt.

Bei dieser *E. geniculata* (Taf. I. Fig. 11) aber muss ich auf Grund neuerdings mehrfach wiederholter Untersuchung meine früheren Angaben über die Gestaltung der Chromatophoren durchaus aufrecht erhalten. Jede einzelne Zelle enthält mehrere unregelmässig sternförmige Chromatophoren von ganz analoger Beschaffenheit wie bei *E. viridis*. Ungefähr in der Mitte der Zelle oder etwas dem hinteren Zellende genähert liegt der Zellkern, zu beiden Seiten desselben aber vertheilen sich die Chromatophoren gewöhnlich so, dass die Zahl derselben in der hinteren und vorderen Körperhälfte gleich (1 oder 2) oder in der vorderen Hälfte (2—3) grösser ist als in der hinteren (1—2). Das Mittelstück eines jeden Chromatophors ist von einer hohlkugeligen Schicht von Paramylonkörnern umschlossen, sodass in jeder Zellhälfte 1 oder 2, selten 3 „Körnerhaufen“ vorhanden sind, die sich gewöhnlich in der Mittellinie der Zelle hinter einander ordnen, seltener einer Seitenwand mehr genähert, oder zu 2 neben einander gestellt sind. Im Inneren eines jeden „Körnerhaufens“ aber enthält das unregelmässig rundlich-eckige Mittelstück des Chromato-

Stachelspitze seines Hinterendes als Fuss auf und streckt sich dann gerade, um bei abermaliger Einkrümmung den Fuss nachzuziehen; häufig auch wird das vordere und hintere Ende des Körpers nach verschiedener Richtung eingekrümmt, sodass der ganze Körper spiralig gedreht erscheint; häufig auch schwillt bei halbmondförmiger Gestalt der Körper in der Mitte der Ausbuchtung einseitig an und nimmt dadurch sehr wechselnde Gestalten an.

Ich fand diese Art in der Umgegend von Bonn wiederholt in den Strassenrinnen der Dörfer in sehr grosser Menge der Individuen. Doch hielten sich dieselben fast stets am Boden auf und überkleideten denselben, vielfach in Begleitung von Oscillarien, mit einem dichten dunkelgrünen Ueberzug. —

Dujardin beschreibt (l. c.) seine *E. geniculata* folgendermaassen: Corps alongé, cylindrique, flexible, mais peu contractile, à mouvements lents, avec une queue amincie, articulée en angle ou géniculée; vert. Diese Art sei ausgezeichnet par sa forme alongée, par son diamètre presque égal dans toute sa longueur, — et par sa queue articulée et susceptible de se fixer en s'agglutinant à la plaque de verre.

Diese letztere Eigenthümlichkeit erscheint für die vorliegende Spezies durchaus charakteristisch und dürfte die Identität der oben beschriebenen Form mit *E. geniculata* Duj. durchaus zweifellos hinstellen. Die Abgliederung der Schwanzspitze ist nicht immer gleich deutlich, vielfach weniger scharf als in der Abbildung bei Dujardin (l. c. pl. 5. fig. 15—16), worauf auch schon Perty (Zur Kenntniss kleinster Lebensformen. 1852. p. 167) aufmerksam gemacht hat.

phors ziemlich reichlich farblose Pyrenoid-Substanz eingelagert; doch erscheint das Pyrenoid, das hierdurch gebildet wird, wenn auch fast stets dichter und glänzender als bei *E. viridis*, doch ebenso wenig wie bei dieser letzteren Species gegen die dünne Schicht der umgebenden Chromatophoren-Substanz scharf als selbständiger Körper abgegrenzt. Die Fortsätze sämtlicher Chromatophoren aber strahlen gegen die Oberfläche des Zellkörpers hin und vertheilen sich längs dieser Oberfläche in Gestalt schmaler, längslaufender Chlorophyllbänder, die der lebenden Zelle, soweit sie nicht allzu reich an Paramylon ist, eine lebhaft hellgrüne Färbung verleihen.

Diese unregelmässig sternförmige Gestalt der Chromatophoren, die Ausbildung der Pyrenoide und die Zusammensetzung der Pseudo-Amylumheerde (wie ich l. c. p. 157 wegen der äusseren Aehnlichkeit mit den Amylumheerden der Algen die „Körnerhaufen“ genannt hatte) oder Paramylonheerde (wie sie im Folgenden genannt sein mögen) lässt sich hier bei *E. geniculata* weit leichter an lebenden Individuen feststellen als in der Mehrzahl der Fälle bei *E. viridis*. Man findet bei dieser Art viel häufiger als bei *E. viridis* Individuen, die arm an Paramylon und deshalb durchsichtig genug sind, um die Organisation der inneren Theile im lebenden Zustande genau erkennen zu lassen. Leichter wird dies allerdings auch hier an (mittelst Jodwasser) gehärtetem Materiale (namentlich nach vorhergehender Färbung mittelst Gentianaviolett) bei Untersuchung in Wasser oder Glycerin oder bei kurzer Behandlung mit verdünnter Kalilauge und nachfolgender Färbung (mittelst Gentianaviolett). Namentlich das letztere Verfahren liefert rasch vollständig überzeugende Bilder<sup>1)</sup>, zu deren Controlle dann die Untersuchung ge-

1) Man wird bei wiederholter vergleichender Untersuchung gehärteter Algenzellen, die durch kurze Behandlung mittelst verdünnter Kalilauge oder durch Einleiten in ätherisches Oel oder Harz von der schädlichen Lichtbrechung der Stärkekörner befreit und durchsichtig gemacht worden sind, leicht sich überzeugen können, dass eine kurze Behandlung mittelst verdünnter Kalilauge (nur so lange als eben nothwendig, um die Stärkekörner aufzuquellen) die Gestalt der Chromatophoren gehärteter Zellen fast gar nicht verändert, falls die Menge der vorhandenen Stärkekörner nicht allzu gross ist. Nur müssen freilich hierbei die Veränderungen, welche die aufquellenden Stärkekörner durch Erweiterung des bisher eingenommenen Raumes und mechanisches Zusammendrücken der unmittelbar angrenzenden Theile der Zelle hervorrufen, stets mit in Rechnung gezogen werden. — Ist jedoch die Menge der Stärkekörner von vornherein eine grössere, so können



farbter und (durch Einbetten in ätherisches Oel oder Harz) vollkommen aufgehellter Individuen dienen mag.

Während ferner bei *E. viridis* die Pyrenoide der Chromatophoren häufig sehr substanzarm sind und nur wenig durch stärkere Lichtbrechung von der übrigen Chromatophoren-Substanz sich abheben, deshalb auch vielfach nur schwierig deutlich zu unterscheiden sind, fand ich bei *E. geniculata* fast stets die Pyrenoide sehr leicht und deutlich erkennbar. An gehärtetem Materiale pflegten fast stets die Mittelstücke der Chromatophoren durch starke Lichtbrechung und leichte Tingirbarkeit deutlich hervorzutreten und namentlich bei der Untersuchung in ätherischem Oele sogleich ins Auge zu fallen. Nicht selten auch traten sie bei der Färbung mittelst sehr verdünnter Lösung von Gentianaviolett fast ebenso scharf durch ihre schöne blaue Färbung vor den übrigen, fast ungefärbten Abschnitten der Chromatophoren hervor, wie dies nur an den besten Färbungspräparaten<sup>1)</sup> grüner Algen (*Chlamydomonas* u. s. w.) zu beobachten ist.

Doch war die Menge der spezifischen Pyrenoid-Substanz gleichwohl auch in den substanzreichsten Pyrenoiden von *E. geniculata* immer noch zu gering, um diese Pyrenoide ringsum scharf gegen die umgebende Chromatophoren-Substanz sich abgrenzen zu lassen. Die dünne Schicht von Chromatophoren-Substanz, welche ich auch hier stets an der (von Paramylonkörnern bedeckten) Aussenfläche des Mittelstückes der Chromatophoren unterscheiden zu können glaube, ging ohne erkennbare scharfe Grenze in die Masse des Pyrenoids, resp. in den mit farbloser Pyrenoid-Substanz beladenen

die letztgenannten Veränderungen leicht so ausgiebig werden, dass nach der Behandlung mit Kalilauge die ursprüngliche Gestalt der Chromatophoren nicht mehr mit einiger Sicherheit festzustellen ist.

1) Gentianaviolett ist bekanntlich zuerst von zoologischer Seite als Färbungsmittel für Zellkerne vorgeschlagen worden (vgl. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. 1882. p. 384). Mir selbst ward dies Färbungsmittel von Prof. Strasburger zur Färbung von Zellmembranen empfohlen. Bei der Benutzung desselben aber fand ich, dass eine verdünnte wässrige Lösung von Gentianaviolett ganz vortreffliche Dienste leistet, um bei Algen die Chromatophoren und namentlich die Pyrenoide distinkt zu färben. Inmitten der blauviolett gefärbten Chromatophoren treten die fast rein blau gefärbten Pyrenoide mit grosser Schärfe und Deutlichkeit hervor. Um aber eine recht reine distinkte Färbung zu erhalten, muss man das Färbungsmittel nur in sehr verdünnter Lösung anwenden und Ueberfärbung, die ausserordentlich leicht eintritt, vermeiden.

mittleren Theil des Mittelstückes über. Eine selbständige Contraction des Pyrenoids innerhalb einer Höhlung des Chromatophors, wie bei anderen grünen Algen, vermochte ich bisher durch keinerlei Präparationsmethode zu erzielen, ebensowenig wie bei *E. viridis*.

Bei meiner früheren Untersuchung der Euglenen hatte mir der Zufall nur die beiden Spezies *E. viridis* und *E. geniculata*, bei denen beiden ich sternförmige Chromatophoren fand, in die Hand gespielt. Ich erwähnte deshalb in meiner Abhandlung für die Euglenen nur sternförmige Chromatophoren. Nun hat neuerdings Klebs für andere Arten von *Euglena* eine durchaus abweichende Gestaltung der Chromatophoren, theilweise mit sehr eigenartiger Ausbildung der Pyrenoide, beschrieben. Ich nahm deshalb im Laufe des letzten Sommers mein Suchen nach anderen Arten von *Euglena* wieder auf und habe dabei diesmal einen viel günstigeren Erfolg gehabt als früherhin. In der näheren Umgebung von Bonn blieb freilich auch diesmal meine Ausbeute an Euglenaceen eine ziemlich geringe, eine sehr reiche Menge von Arten aber lieferte mir die Rhein-Niederung in der nächsten Umgebung von Cleve (am Niederrhein). Von den sämtlichen Arten der Gattungen *Euglena* und *Phacus*, die Klebs in seiner Monographie aufzählt, ist mir nur etwa ein Viertel bisher nicht lebend zu Gesicht gekommen. Dagegen aber fand ich noch eine ganze Reihe bisher unbeschriebener Formen, von denen einige im Folgenden nähere Erwähnung finden sollen. Jedenfalls aber ergab sich mir dabei mit Sicherheit, dass durch die Monographie von Klebs der Formenreichthum der Euglenaceen selbst für die deutsche Flora noch lange nicht erschöpft ist.<sup>1)</sup>

Die erwähnte eigenartige Ausbildung der Pyrenoide hat Klebs speziell für *E. velata* beschrieben. Ich habe diese Spezies selbst bisher noch nicht auffinden können, dagegen habe ich dieselbe Ausbildung der Chromatophoren und Pyrenoide an der nächstverwandten

1) Leider hat Klebs es auch unterlassen, in seiner „Monographie der Euglenaceen“ die sämtlichen bisher beschriebenen Arten zusammenzustellen; er erwähnt vielmehr nur solche Formen, die er selbst näher kennen gelernt hatte, und citirt von den übrigen in seiner „systematischen Anordnung der Euglenaceen“ nur *Chloropeltis hispidula* Stein und ganz beiläufig *Euglena agilis* Carter.

*E. granulata*<sup>1)</sup> eingehender untersuchen können, und sei deshalb hier diese Spezies zunächst etwas ausführlicher geschildert.

Die Individuen dieser *E. granulata* (Taf. I. Fig. 20) enthalten zahlreiche kleine scheibenförmige Chromatophoren, die an den freischwimmenden Individuen in wandständiger Schicht (in Zahl von 12–20) sich so vertheilen, dass in der vorderen Körperhälfte nur einzelne Chromatophoren verstreut sind, die Mehrzahl derselben da-

1) Die Euglene, die ich unter diesem Namen hier anführe, möchte ich für identisch halten mit *E. velata*  $\beta$ . *granulata* Klebs. Allerdings ist die Form, die ich beobachtete, hell gelbgrün gefärbt, nicht „licht gelbbraun“, wie Klebs angiebt (l. c. p. 71–72), und bildet hellgrüne, nicht „gelbbraunliche“ Ueberzüge auf dem Wasser. Allein sie bildet ebenso wie die Klebs'sche Euglene sehr charakteristische „Ueberzüge auf dem Wasser, die aus dicken, gallertartigen, von Wasser nicht benetzten Hüllen bestehen, in denen die Euglenen kugelig abgerundet liegen und sich theilen“. Diese Bildung der dicken, gallertigen Ueberzüge und die kugelige Abrundung bei der Theilung unterscheiden jedoch diese Form von der typischen *E. velata*, wie sie Klebs beschrieben hat, so sehr, dass sie meines Erachtens spezifisch von derselben getrennt werden muss, wie ja auch Klebs schon vermuthete (l. c. p. 72). Es sei deshalb diese Form hier als besondere Spezies unterschieden und folgendermaassen charakterisirt.

*Euglena granulata* (*E. velata*  $\beta$ . *granulata* Klebs l. c. p. 71).

Körper in der Bewegung langgestreckt cylindrisch, länglich oder eilänglich, hinten in eine kurze farblose Spitze zugespitzt, vorne stumpf abgerundet. Zilie so lang als der Körper. Zellhaut deutlich spiralig gestreift. Zellkern gewöhnlich in der Mitte des Körpers, doch nicht selten auch etwas mehr nach vorne oder nach hinten gerückt. Hintere Körperhälfte viel intensiver gefärbt als die vordere. Chromatophoren gerundete, wandständige Scheibchen mit unregelmässig gelapptem Rande, uhrglasförmig verbogen mit auswärts gerichtetem Rande, dessen Lappen an der Körperoberfläche der Zellhaut sich anlehnen. Die einwärts gebogene Mitte eines jeden Chromatophoren-Scheibchens mit beschaltem Pyrenoid. Diese Chromatophoren in der vorderen Körperhälfte vereinzelt, in der hinteren zahlreich, seitlich dicht zusammengedrängt.

Durchschnittliche Lg. = 0,089 mm, Br. = 0,021 mm.

Die Theilung der Zelle erfolgt im kugelig-abgerundeten Zustande innerhalb einer dicken Hüllhaut. Zahlreiche derartige umhüllte Individuen bilden an der Oberfläche des Wassers dicke, gallertige, vom Wasser nicht benetzte Ueberzüge.

Gestaltveränderungen ziemlich langsam und schwerfällig. Der langgestreckte Körper zieht sich zu kürzerer, dickerer Gestalt zusammen; sehr häufig schwillt die vordere Körperhälfte beträchtlich an und erscheint etwas abgeflacht, an der Spitze abgestumpft gerundet; oder die hintere Körperhälfte schwillt stark an und streckt das verjüngte Vorderende des Körpers vor; sehr selten krümmt sich der langgestreckte Zellkörper seitwärts zu bogenförmiger Gestalt.

Ich fand diese Art in einem kleinen Teiche bei Godesberg im Juni 1883 sehr reichlich entwickelt, so dass ihre dicken, gallertigen, hellgrünen Ueberzüge fast die Hälfte der Oberfläche des Wassers bedeckten.



gegen in der hinteren Körperhälfte dicht zusammengedrängt ist. Das einzelne Chromatophor bildet eine gerundete, uhrglasförmig verbogene Scheibe mit unregelmässig gelapptem Rande und ist im ausgestreckten Zellkörper so gestellt, dass der gelappte Rand der Scheibe der Körperoberfläche anliegt, wobei die Lappen dieses Randes bald einwärts gegen die Mitte der Scheibe hin sich wenden, bald nach auswärts sich umschlagen (letzteres zumeist bei denjenigen Lappen des Randes, die gegen die beiden Enden des Zellkörpers gerichtet sind).

Die buckelförmig ausgebogene Mitte des scheibenförmigen Chromatophors führt nun regelmässig ein „beschaltet“ Pyrenoid, wie es Klebs für *E. velata* u. a. A. beschrieben hat. Im einfachsten Falle erscheint die Mitte der einwärts vorgewölbten Scheibe zu einem linsenförmigen, stark lichtbrechenden Körper angeschwollen und auf beiden Flächen von einem uhrglasförmig gebogenen scheibenförmigen Paramylonkorn bedeckt. In diesem Falle springt in der Mitte der Chromatophorenscheibe auf jeder Seite eine flache Anschwellung von rundem Umriss mehr oder minder weit nach aussen vor, beide Anschwellungen aber entsprechen einander genau und bilden zusammen einen einzelnen linsenförmigen, stark lichtbrechenden Körper. Sehr häufig kommt es nun aber vor, dass diese beiderseitigen Anschwellungen einander nicht genau entsprechen, sondern ein wenig gegeneinander verschoben sind, wobei dann auch die uhrglasförmigen Paramylonkörner, welche diese Anschwellungen bedecken, nicht ganz genau mit ihren Rändern auf einander treffen. In anderen Fällen ist die Verschiebung der beiderseitigen Anschwellungen noch eine beträchtlichere; und nicht selten geschieht es sogar, dass die Anschwellung der einen Seite nur einen schmalen Randabschnitt der gegenüberliegenden Anschwellung deckt. Ja zuweilen beobachtete ich sogar, dass einer Anschwellung der einen Seite zwei analoge Anschwellungen der anderen Seite, welche je nur einen schmalen Randabschnitt der ersteren deckten, gegenüberlagen. Endlich findet man nicht selten auch Fälle, die nur eine einseitige Anschwellung der Scheibenmitte (gewöhnlich auf der concav gebogenen Aussen-seite der Scheibe) aufweisen.

Um den inneren Bau dieser Bildungen genauer festzustellen, ist es nothwendig, gehärtetes Material zu untersuchen und sehr starke

Vergrößerungen anzuwenden. An lebenden Zellen macht die starke Lichtbrechung der Paramylonkörner, welche jene Anschwellungen bedecken, jeden genaueren Einblick unmöglich. Um zu sicherer Entscheidung zu gelangen, ist es deshalb erforderlich, diesen Glanz der Paramylonkörner unschädlich zu machen, ohne jedoch die Gestalt der Chromatophoren zu zerstören. Zu diesem Zwecke habe ich (mittels Jodwasser) gehärtete Individuen von *E. granulata* theils kurze Zeit mit verdünnter Kalilauge behandelt und dann mittelst Gentanaviolett gefärbt, theils nach der Färbung mittelst Hämatein-Ammoniak in ätherisches Oel oder Balsam eingeschlossen. Das erstere Verfahren liefert rasch sehr übersichtliche Bilder, lässt jedoch den Einwurf zu, dass durch das Aufquellen der Paramylonkörner Veränderungen der ursprünglichen Struktur der umgebenden Zellabschnitte hervorgerufen werden. Das letztere, etwas umständlichere Verfahren liefert dagegen durchaus einwurfsfreie, entscheidende Präparate.

Auf Grund eines genauen vergleichenden Studiums dieser Präparate (mittels der Oel-Immersionen  $\frac{1}{12}$  von Seibert und  $\frac{1}{18}$  von Zeiss) muss ich nun behaupten, dass an der Stelle jener stark lichtbrechenden Anschwellungen die Chromatophoren-Scheibe lokal verdickt ist, so zwar, dass die Verdickung bald auf beiden Seiten, bald nur auf einer Seite der Scheibe vorspringt. An diesen verdickten Stellen ist im Inneren der Chromatophoren-Substanz eine stark lichtbrechende, anscheinend farblose Substanzmasse angehäuft, welche hier Pyrenoide ganz analoger Art bildet, wie die oben beschriebenen Pyrenoide von *E. viridis* und *E. geniculata*. Die Substanz dieser Pyrenoide ist gegen die umgebende Chromatophoren-Substanz nicht scharf abgesetzt und lässt sich nicht selbständig als gesonderter Körper zur Kontraktion bringen. In denjenigen Anschwellungen, welche nur einseitig über die Fläche der Chromatophoren-Scheibe vorspringen, ist die Masse des Pyrenoids auf der convex vorgewölbten Aussenseite nur von einer sehr dünnen, fast farblosen Schicht der Chromatophoren-Substanz umhüllt, auf der entgegengesetzten flachen Aussenseite dagegen von einer viel dickeren und deutlich grün-gefärbten Schicht: es erscheint das Pyrenoid (von Gestalt einer planconvexen Linse) gewissermaassen der einen Rindenschicht der Chromatophoren-Scheibe eingelagert und diese dadurch



lokal aufgetrieben. Springen in der Mitte der Chromatophoren-Scheibe zwei (oder drei) derartige Anschwellungen nach entgegengesetzter Seite vor, ohne einander genau zu entsprechen, so ist die Ausbildung beider (resp. der drei) Pyrenoide vielfach eine ganz analoge, namentlich wenn beide Anschwellungen beträchtlich gegen einander verschoben sind: die Pyrenoide erscheinen als planconvexe Linsen den beiderseitigen Rindenschichten der Chromatophoren-Scheibe eingelagert, zwischen den einander gegenüberliegenden Pyrenoiden aber erstreckt sich als dicke, trennende Scheidewand die Hauptmasse der Chromatophoren-Scheibe (Taf. I. Fig. 21e.) Sehr häufig aber erscheinen derartige Paare von Pyrenoiden zu einem einheitlichen Körper verschmolzen: soweit die beiden Anschwellungen einander decken, sind die beiden plan-convexen Linsen zu einem einzelnen Körper verbunden und bilden ein einzelnes, etwas unregelmässig geformtes Pyrenoid (Taf. I. Fig. 21d). Dieser letztere Fall wird immer häufiger, je weniger die beiderseitigen Anschwellungen der Chromatophoren-Scheibe gegen einander verschoben sind, immer seltener beobachtet man hierbei Paare getrennter Pyrenoide. Decken die beiderseitigen Anschwellungen sich vollständig (Taf. I. Fig. 21b, c), so sind fast stets die beiden plan-convexen Pyrenoide zu einem einzelnen Körper vereinigt und stellen ein einzelnes linsenförmiges Pyrenoid dar, das auf seinen beiden gewölbten Aussenseiten nur von einer dünnen Schicht der Chromatophoren-Substanz umhüllt ist. Nur ausnahmsweise fand ich auch in diesem Falle zwei getrennte plan-convexe Pyrenoide, einander entsprechend, den beiden Rindenschichten der Chromatophoren-Scheibe eingelagert, die letztere als dicke, trennende Scheidewand zwischen den beiden Pyrenoiden hindurchgelegt. —

Diese Schilderung des Baues der Pyrenoide weicht nun wesentlich ab von der Darstellung, die Klebs (l. c. p. 35—36) von den Chromatophoren der nächstverwandten *E. velata* giebt. Nach Klebs ist nämlich einer jeden Chromatophoren-Scheibe in der Mitte jederseits „eine scharf umschriebene farblose stark lichtbrechende Masse“ von halbkugelig Gestalt als Pyrenoid aufgelagert, jedem der beiden halbkugelig vorgewölbten Pyrenoide aber liegt aussen eine entsprechend gebogene Paramylonschale an, die von dem Pyrenoid nur durch einen schmalen, „hell durchschimmernden Zwischen-

raum“ getrennt ist. Es fänden sich darnach also an den Chromatophoren der genannten *Euglena* Paare von Pyrenoiden, welche der Substanz der Chromatophoren nicht eingelagert (wie sonst bei den Algen), sondern aufgelagert sind.

Diese seine Darstellung des Thatbestandes giebt übrigens Klebs nur mit einiger Reserve, indem er ausdrücklich sagt, es „schiene“ ihm die Chromatophoren-Scheibe die Mitte der ganzen farblosen, stark lichtbrechenden Masse zu durchsetzen und dieselbe in zwei getrennte Theile zu zerlegen. In der That ist denn auch die sichere Entscheidung dieser Frage eine ziemlich schwierige. Es bedarf der Anwendung sehr starker Vergrößerungen und sehr sorgfältiger Benutzung der Mikrometerschraube, um in jedem einzelnen Falle sicher festzustellen, ob eine mittlere Scheidewand zwei plan-convexe Pyrenoide trennt oder nicht. Unter sorgfältiger Benutzung dieser Hilfsmittel aber gelang es mir, mit Sicherheit zu erkennen, dass in den Fällen, in denen die beiderseitigen Anschwellungen des Chromatophors einander genau entsprechen, nur äusserst selten (ich sah diesen Fall mit Sicherheit nur ein einziges Mal) eine mittlere Scheidewand zwei plan-convexe Pyrenoide trennt, dass aber eine solche Scheidewand zwischen zwei selbständigen plan-convexen Pyrenoiden immer häufiger zu finden ist, je mehr die beiderseitigen Anschwellungen des Chromatophors gegen einander verschoben sind. Bei Anwendung sehr starker Vergrößerungen lässt sich an gehärtetem Material, das in ätherisches Oel eingelegt ist, sehr deutlich die lockere (in dem ätherischen Oel nur schwach glänzende), fein netzig-poröse Substanz des Pyrenoids von der viel dichteren, anscheinend homogenen Chromatophoren-Substanz unterscheiden, während eine scharfe Einstellung des Mikroskops auf die Meridianebeane des linsenförmigen Pyrenoid-Körpers die täuschenden Reflexe der Aequatorial-Kante desselben unschädlich macht.

Kann ich so in diesem Punkte für *E. granulata* die Angaben von Klebs wenigstens für einzelne Fälle bestätigen, so ist dies bei einem zweiten Punkte durchaus nicht der Fall. Nach Klebs sollen nämlich die Pyrenoide als plan-convexe Körper der Chromatophoren-Scheibe beiderseits aufgelagert, nicht eingelagert sein. Ich sehe jedoch bei *E. granulata* an den beschriebenen Präparaten, die in Oel liegen, überall die lockere, fein netzig-poröse Substanz des einseitig vor-



springenden Pyrenoids nach aussen durch eine zwar schmale, aber deutliche Schicht dichter Substanz begrenzt, welche an den Rändern des Pyrenoids in die angrenzende Chromatophoren-Substanz ausläuft. Ebenso finde ich an denjenigen linsenförmigen Pyrenoiden, welche auf beiden Seiten der Chromatophoren-Scheibe Anschwellungen hervorrufen, die Substanz des Pyrenoids nach beiden Seiten durch ebensolche dünne dichtere Lamellen, die auch hier seitlich in die angrenzende Chromatophoren-Substanz übergehen, abgegrenzt. Noch deutlicher traten solche dünnen Lamellen an jenen Präparaten hervor, die kurze Zeit mit verdünnter Kalilauge behandelt waren. Hier ist die Substanz des Pyrenoids gewöhnlich stärker aufgelockert, das ganze Pyrenoid nicht selten etwas gequollen; um so deutlicher aber setzen sich dann hier die dichten Hüllschichten gegen die aufgelockerte Substanz des Pyrenoids ab und lassen an ihrer Selbstständigkeit keinen Zweifel übrig. Hier erweisen sich die Pyrenoide überall ganz deutlich dem Chromatophor eingelagert, nicht aufgelagert, und deutlich zeigt sich, dass erst dieser Hüllschicht von Chromatophoren-Substanz, nicht dem Pyrenoid selbst, die uhrglasförmig gestalteten Paramylonkörner aussen anliegen.

An den genannten Präparaten aber finde ich zugleich, dass diese Paramylonschalen der Pyrenoide der Hüllschicht der letzteren unmittelbar angelagert sind. Nach den Angaben von Klebs (l. c. p. 36) sollen die Paramylonschalen „nicht ganz direkt auf dem Pyrenoid“ aufliegen, „sondern es findet sich ein hell durchschimmernder Zwischenraum“; doch blieb es Klebs ungewiss, „wodurch er gebildet wird“. An den Oel-Präparaten gehärteten Materiales von *E. granulata*, in denen die ursprüngliche Struktur ja doch keinesfalls eine nennenswerthe Umgestaltung erfahren haben kann, finde ich jedoch von einem solchen Zwischenraume gar keine Andeutung, hier sehe ich ganz deutlich die Paramylonschalen unmittelbar dem pyrenoidhaltigen Mittelstück des Chromatophors aufgelagert<sup>1)</sup>. —

Wie schon erwähnt, erscheint die Substanz der Pyrenoide an der lebenden Zelle stärker lichtbrechend und anscheinend ganz farblos. Nach dem Härten der Zelle mittelst Jodwasser zeigt sich bei

1) Oder sollte etwa dieser „hell durchschimmernde Zwischenraum“ der oben beschriebenen Hüllschicht des Pyrenoids entsprechen?

der Untersuchung in ätherischem Oel diese Substanz des Pyrenoids nur schwach glänzend, dabei aber deutlich lockerer als die umgebende dichte, fast homogene Chromatophoren-Substanz und lässt bei genauerer Prüfung vielfach ganz deutlich eine feinnetzig-poröse Struktur erkennen. Durch Färbungsmittel (Hämatein-Ammoniak, Gentianaviolett u. s. w.) wird an gehärtetem Materiale diese Substanzmasse des Pyrenoids analog gefärbt wie die angrenzende Chromatophoren-Substanz, doch stets ein wenig intensiver als diese, aber weit weniger intensiv als die Nukleolen des Zellkerns der betreffenden Zelle. An solchen gefärbten Individuen aber zeigt sich dann besonders deutlich, was auch an ungefärbtem Materiale bereits zu erkennen ist, dass nämlich eine scharfe Grenze zwischen der Substanzmasse des Pyrenoids und der umgebenden Chromatophoren-Substanz nicht vorhanden ist, dass vielmehr die erstere allmählich in die letztere übergeht.

Es fragt sich nun, ob in der beschriebenen feinnetzig-porösen Struktur der gehärteten Pyrenoide eine ursprüngliche Struktur vorliegt, oder ob dieselbe als ein Produkt der härtenden Reagentien anzusehen sei. Ich habe bereits früher<sup>1)</sup> nachgewiesen, dass man an gehärteten Pyrenoiden von Algen vielfach Andeutungen von Strukturen verschiedenster Art beobachten kann, und habe speziell auch eine feinnetzig-poröse Struktur beschrieben, die ich an den gehärteten Pyrenoiden von *Bangia fuscopurpurea* beobachtet hatte. Allein gleichwohl trug ich damals Bedenken, diese Strukturen gehärteter Pyrenoide als ursprüngliche anzusehen, weil das Auftreten dieser Strukturen in den meisten Fällen ein durchaus unregelmässiges war. Doch sprach ich dabei die Vermuthung aus, dass dennoch den Pyrenoiden eine feinere ursprüngliche Struktur und zwar wahrscheinlich eine feinnetzige Struktur zukommen möchte, aus welcher durch beginnende Desorganisation die beobachtete feinnetzig-poröse Struktur der Pyrenoide von *Bangia* hervorgegangen sei.

Die hier beschriebene Struktur der Pyrenoide von *Euglena granulata* erinnert nun sehr an die erwähnte Struktur, die ich bei *Bangia fuscopurpurea* beobachtet hatte. Dazu stimmen die beiderlei Pyrenoide auch noch darin unter einander überein, dass

---

1) Chromatophoren der Algen p. 48 ff.

die Substanz derselben eine scharfe Abgrenzung gegen die angrenzende Chromatophoren-Substanz nicht besitzt, vielmehr allmählich in diese letztere übergeht. Es dürfte somit das Urtheil über die feinnetzig-poröse Struktur der Bangia-Pyrenoide auch von den Pyrenoiden der *Euglena granulata* zu gelten haben. Doch kommt hinzu, dass ich bei der letzteren Spezies eine feinnetzig-poröse Struktur der Pyrenoide sehr viel regelmässiger beobachtet habe als bei jener Bangia, unregelmässige Strukturen an dem gut gehärteten Materiale aber gar nicht zu Gesicht bekam. Infolgedessen erscheint mir hier die Vermuthung, dass den Pyrenoiden eine feinnetzige Struktur ursprünglich eigen sei, als eine noch weit wahrscheinlichere als früher bei Bangia. Ob aber in der wirklich beobachteten feinnetzig-porösen Struktur diese ursprüngliche Struktur unverändert vorliegt, oder ob die erstere durch Einwirkung des Härtungsmittels (Jodwasser) aus letzterer hergestellt worden ist, das wage ich auch jetzt noch nicht zu entscheiden. —

Die Unmöglichkeit einer scharfen Abgrenzung der Pyrenoide, die sowohl an der lebenden Zelle, als auch an gehärtetem Materiale sich geltend macht, weist aber auch hier wie bei *E. viridis* mit Entschiedenheit darauf hin, dass eine vollständige substanzielle Verschiedenheit der Pyrenoide und der Chromatophoren nicht besteht. Die ersteren können somit nicht als eigenartige fremde Einschlüsse der letzteren betrachtet werden. Vielmehr weist der allmähliche Uebergang der Substanzmasse des Pyrenoids in die angrenzende Chromatophoren-Substanz mit Entschiedenheit darauf hin, dass in dem einzelnen Pyrenoid der lebenden Zelle nur ein Abschnitt des Chromatophors vorliegt, welcher von einer besonderen, farblosen, stark lichtbrechenden Substanz durchdrungen ist. Diese spezifische Pyrenoid-Substanz aber ist hier bei *E. granulata* nur in geringerer Menge der Chromatophoren-Substanz beigemengt; deshalb erscheint das Pyrenoid nur wenig scharf gegen die angrenzenden Abschnitte des Chromatophors abgegrenzt und lässt sich nicht als selbständiger Körper zur Kontraktion bringen.

---

Die vorstehende Schilderung bezieht sich nun zunächst ausschliesslich auf *Euglena granulata*. Doch steht diese Species der von Klebs geschilderten *E. velata* so nahe, dass die Gestaltung und

Ausbildung der Chromatophoren bei beiden Arten wohl ohne Zweife völlig analog sein dürfte. — Einen ganz ähnlichen Bau der Chromatophoren und Pyrenoide aber habe ich auch noch bei einer anderen *Euglena*-Spezies, die hier als *E. obtusa*<sup>1)</sup> bezeichnet sein mag, eingehender untersuchen können.

Bei dieser Spezies (Taf. I. Fig. 22) bilden die Chromatophoren kleine unregelmässig rundliche Scheibchen mit gelapptem Rande. In der Mitte einer jeden Scheibe findet sich wie bei *E. granulata* bald ein einzelnes beiderseits vorspringendes linsenförmiges Pyrenoid, bald zwei plan-convexe Pyrenoide, die auf beiden Flächen der Chromatophoren-Scheibe, mehr oder weniger gegen einander verschoben, hervortreten. Allen diesen Pyrenoiden entsprechen aussen aufgelagerte uhrglasförmige Paramylonkörner.

1) *Euglena obtusa*.

Körper im ausgereckten Zustande langcylindrisch, nach beiden Enden hin ein wenig verjüngt und an beiden Enden (am vorderen Ende meist etwas schief) abgestumpft-gerundet. Zellhaut anscheinend (?) sehr fein und schwach spiralig gestreift. Zellkern ungefähr in der Mitte der Zelle, doch meist etwas gegen das hintere Körperende hin verschoben. Zilie . . . . Chromatophoren sehr zahlreich (ca. 40—50), wandständig, am vorderen Körperende meist vereinzelt oder fehlend; das einzelne Chromatophor scheibenförmig, mit pyrenoidhaltiger Mitte und unregelmässig gelapptem Rande; bei contrahiertem Zellkörper die Chromatophoren sehr dicht zusammengedrängt und fast radial gerichtet, dachziegelig einander deckend; Pyrenoide beschalt.

Durchschnittliche Lg. = 0,13 mm, Br. = 0,025 mm.

Die Theilung der Zelle erfolgt im abgerundeten Zustande innerhalb einer dünnen Hüllschicht.

Freischwimmende Individuen wurden niemals beobachtet. Die beobachteten Exemplare krochen auf dem Boden des Wassers unter lebhaften metabolischen Bewegungen wurmartig umher. Der ausgereckte, lang-cylindrische Zellkörper verkürzte sich zu tonnenförmiger Gestalt unter verschiedenartiger Seitwärtskrümmung des conisch verjüngten, bald eingezogenen, bald weit vorgereckten Vorder- und Hinterendes; diese Verkürzung und Verdickung betraf bald den ganzen Zellkörper, bald nur einen einzelnen Abschnitt, bald lief sie von einem Ende des Körpers zum anderen fort. Häufig krümmte sich dabei der Zellkörper zu halbmondförmiger Gestalt ein und verbreiterte sich dann durch Bildung einer Ausbuchtung in der Mitte der concaven Seite zu abgeflacht-scheibenförmiger Gestalt.

Ich fand diese Art in grosser Menge der Individuen in der Nähe von Bonn am Rande eines kleinen Teiches, dessen schlammiges Ufer dieselben in Gestalt eines dunkelgrünen Ueberzuges bedeckten.

Diese Art unterscheidet sich von *E. granulata* und allen ähnlichen, bisher beschriebenen Arten durch die grosse Menge der Chromatophoren und das stets abgestutzte Hinterende des langcylindrischen Zellkörpers.



Solche Chromatophoren sind in dem Zellkörper in sehr grosser Anzahl (c. 40–50) in einfacher wandständiger Schicht vertheilt. Die Stellung des einzelnen Scheibchens in dieser Schicht aber wechselt sehr, je nachdem der Zellkörper lang ausgereckt oder contrahirt ist, und damit zugleich erscheinen auch die Randlappen des Scheibchens in sehr verschiedener Weise gekrümmt. In dem lang ausgereckten Zellkörper liegen die Chromatophoren-Scheibchen, ganz analog wie bei *E. granulata*, tangential gestreckt und biegen ihren unregelmässig gelappten Rand gegen die Körperoberfläche um. Bei Contraktion des Zellkörpers aber werden die bisher tangential gestellten Scheibchen mehr und mehr schräg gestellt, bis sie schliesslich vielfach genau radial zu stehen kommen; und nun erscheinen die Lappen ihres Randes in sehr wechselnder und regelloser Weise umgeschlagen. Doch tritt im Allgemeinen eine Richtung dieser Randlappen gegen die Körperoberfläche hin auch jetzt noch deutlich hervor. An stark contrahirten Individuen besteht die wandständige Chlorophyllschicht aus zahlreichen Chromatophoren-Scheibchen in mehr oder minder genau radialer Stellung, die dicht zusammengedrängt sind und, dachziegelartig über einander geschoben, dem Zellkörper eine ziemlich intensive grüne Färbung verleihen.

Der Bau dieser Chromatophoren und ihrer „beschalten“ Pyrenoide stimmt im Uebrigen ganz mit *E. granulata* überein. Nur sind hier die Chromatophoren etwas kleiner als bei jener Spezies und in viel grösserer Anzahl vorhanden; ebenso sind auch die Pyrenoide und deren Paramylon-Schalen deutlich etwas kleiner als bei der erstbeschriebenen *E. granulata*. An der lebenden Zelle wird dadurch das genauere Studium dieser Bildungen noch weit schwieriger als dort, ja an der lebenden Zelle, selbst wenn dieselbe arm an Paramylonkörnern ist (bei sehr körnerreichen Individuen lässt sich weder bei *E. obtusa*, noch bei einer anderen *Euglena*-Spezies an der lebenden Zelle der innere Bau des Zellkörpers auch nur mit einiger Sicherheit ermitteln), lässt sich kaum etwas anderes feststellen, als dass in wandständiger Schicht zahlreiche, scheiben- oder bandförmige Chromatophoren vorhanden sind, welche an stark contrahirten Individuen radial gegen die Mitte des Zellkörpers hin strahlen, während innerhalb dieser Chlorophyllschicht zahlreiche Paramylonkörner in hohlkugeligter Vertheilung die ziemlich weite, kernhaltige Mitte des

Zellkörpers umgeben. An gehärtetem und aufgehelltem Materiale aber lässt sich auch hier der innere Bau der Zelle leicht und sicher ermitteln. —

Eine analoge Ausbildung der Chromatophoren und Pyrenoiden wie bei *E. granulata* und *obtusa* fand ich ferner unter den Euglenaceen, die ich selbst eingehender untersuchen konnte, noch bei verschiedenen anderen, zum Theil noch unbeschriebenen Arten von *Euglena*, sowie bei mehreren Arten von *Trachelomonas*. Hier seien von diesen verschiedenen Formen nur einige Spezies besonders namhaft gemacht, bei denen charakteristische kleine Abweichungen hervorzuheben sind. So besitzt *E. gracilis* Klebs in wandständiger Anordnung zahlreiche scheibenförmige Chromatophoren mit beschaltem, mittlerem Pyrenoid, ebenso wie *E. granulata*. Allein diese Chromatophoren-Scheiben besitzen bei *E. gracilis* nicht eine (gegen die Zellmitte) ausgebogene Mitte, sondern liegen flach der Zellhaut an und krümmen sich nur der Krümmung dieser Zellhaut entsprechend. Bei *E. pisciformis* Klebs wiederholt sich ebendieselbe Erscheinung; doch besitzen hier die Chromatophoren die Gestalt langgestreckter Platten und liegen in Zahl von 2 (seltener 3 oder 4) den gegenüberliegenden Längsseiten des spindelförmig gestreckten Zellkörpers an. Bei beiden Spezies aber erscheinen in der Mitte der scheibenförmigen Chromatophoren die Pyrenoiden auf beiden Seiten mit uhrglasförmig gebogenen Paramylonkörnern bedeckt. Demgegenüber zeigt *E. pyrum* Ehb. (Taf. I. Fig. 19) zwar auch nur zwei wandständige Chromatophoren von der Gestalt längslaufender Platten mit unregelmässig gelappten Seitenrändern<sup>1)</sup>, allein

1) Die Seitenränder der scheibenförmigen Chromatophoren von *E. pyrum* sind in sehr mannigfaltiger und unregelmässiger Weise gelappt und zerschnitten. Zuweilen auch wollte es mir bei einzelnen der untersuchten Individuen scheinen, als ob einzelne dieser Randlappen sich losgetrennt und zu selbständigen kleinen scheibenförmigen Chromatophoren sich ausgebildet hätten. Doch machte die derbe Spiralstreifung der Zellhaut, die eine Aufklärung des inneren Baues der Zelle sehr erschwert, eine sichere Entscheidung dieser Frage bisher nicht möglich.

Wenn aber irgendwo unter den Euglenaceen, so möchte ich bei der vorliegenden Spezies ein solches gelegentliches Abtrennen einzelner Randlappen der Chromatophoren zu selbständigen Farbstoffträgern für sehr wahrscheinlich halten. Doch habe ich dies allerdings bisher noch nicht direkt zu beobachten vermocht.

hier springen die einzelnen Pyrenoide in der Mitte der plattenförmigen Chromatophoren nur auf der Aussenseite dieser letzteren in Gestalt abgerundeter Verdickungen vor und sind nur auf dieser Aussenseite von einer uhrglasförmig gebogenen Paramylonscheibe bedeckt. Auf der Innenseite der Chromatophoren fehlt die entsprechende lokale Verdickung und ebenso die gebogene Paramylonscheibe vollständig. Die Pyrenoide der plattenförmigen Chromatophoren sind hier nur einseitig ausgebildet und nur einseitig beschalt.

Erscheint so in diesen letztbesprochenen Fällen die Ausbildung der Chromatophoren gegen *E. granulata* mehr und mehr vereinfacht, so schliessen auf der anderen Seite an die letztere Spezies ein Paar Formen an, in denen die Gestaltung der Chromatophoren wesentlich komplizirter wird und schliesslich nur sehr schwierig genau zu ermitteln ist. In der einzelnen Zelle derartiger Euglenen, die bei den beobachteten Individuen im ausgestreckten Zustande theils eiförmig, theils spindelförmig gestaltet war, fanden sich stets mehrere Chromatophoren in tangentialer Anordnung vertheilt. Das einzelne Chromatophor zeigte die Gestalt einer Scheibe mit tief gespaltenem Rande. Der kleine mittlere Abschnitt der Scheibe enthielt ein beschaltetes Pyrenoid von derselben Ausbildung wie bei *E. granulata*. Der breite Rand dieser Scheibe aber war bis auf jene pyrenoidhaltige Mitte in zahlreiche, breitere oder schmalere, ungleich lange, bandförmige Lappen zerschnitten. Die Orientirung des einzelnen Chromatophors innerhalb der ausgereckten Zelle aber war der Art, dass der pyrenoidhaltige Abschnitt in einem kleinen Abstände von der Zellhaut tangential gerichtet war, seine sämmtlichen Randlappen aber sich direkt auswärts krümmten und in radialer Richtung gegen die Zellwand strahlten, um dann je nach ihrer Länge eine kürzere oder längere Strecke weit der Zellwand sich anzulehnen. So entsteht in der einzelnen Zelle durch die Vereinigung der sämmtlichen, gleichmässig ausgebildeten Chromatophoren in einigem Abstände von der Zellhaut eine dunkelgrüne tangentiale Schicht, von welcher sehr zahlreiche, mehr oder minder dichtgedrängte grüne Bänder in radialer Richtung gegen die Oberfläche der Zelle hin strahlen, während das farblose Plasma der Zellmitte den Zellkern einschliesst. Jene dunkelgrüne tangentiale Schicht aber



führt in den tangential orientirten Mittelstücken der Chromatophoren die beschalteten Pyrenoide und ausserdem auch meist noch mehr oder minder zahlreiche kleine Paramylonkörnchen, sodass dadurch die Hauptmasse des Paramylons der einzelnen Zelle ebenfalls deutlich in Form einer tangentialen Schicht angeordnet ist.

Diese Ausbildung der Chromatophoren fand ich speziell bei einer Art von *Euglena*, die hier als *E. oblonga*<sup>1)</sup> bezeichnet werden mag (Taf. I. Fig. 9). Im Inneren des bald ellipsoi-

#### 1) *Euglena oblonga*.

Körper in der Bewegung oblong oder eiförmig, selten verkehrt eiförmig, vorne abgerundet oder meist stumpf und etwas schief abgestutzt, hinten sehr stumpf, ohne Stachelspitze. Zilie viel länger als der Körper. Zellhaut sehr fein spiralig gestreift. Zellkern sehr gross, in der Mitte der Zelle, zuweilen etwas nach hinten verschoben. Chromatophoren zahlreich (ca. 15—25), in einigem Abstände von der Körperoberfläche zu einer tangentialen Chlorophyllschicht verbunden, von welcher zahlreiche schmal-bandförmige Fortsätze radial gegen die Körperoberfläche strahlen und hier in Gestalt mehr oder minder langer, schmaler, wandständiger Bänder, der Streifung der Zellhaut entsprechend, spiralig verlaufen; das einzelne Chromatophor mit kleinem scheibenförmigem pyrenoidhaltigem Mittelstück und zahlreichen bandförmigen Randfortsätzen; Pyrenoid beschalt. Augenfleck und Hauptvakuole am Vorderende des Zellkörpers innerhalb der Chlorophyllschicht.

Durchschnittliche Lg. = 0,05—0,07 mm, Br. = 0,025—0,035 mm.

Metabolische Gestaltsveränderungen während der Bewegung waren nicht zu constatiren. Dagegen war häufig an frei schwimmenden Individuen die Ausscheidung einer sehr dicken Schleimhülle zu beobachten, die durch Jod und Hämatein-Ammoniak sich ziemlich intensiv färbte.

#### Theilung . . .

Diese Art fand ich in zahlreichen Exemplaren gemeinschaftlich mit vielen anderen Spezies von *Euglena* und *Phacus* in einem Wasserloch der Rhein-Niederung bei Cleve zu Anfang Oktober 1883; ganz vereinzelt habe ich sie späterhin auch bei Bonn angetroffen. —

Die vorliegende Spezies unterscheidet sich von *E. sanguinea*, die ich allerdings bisher nur aus der Abbildung und Beschreibung von Klebs (l. c. p. 69—70, Taf. III. Fig. 20) kenne, hauptsächlich durch die wesentlich geringere Anzahl der Chromatophoren, welche die Chlorophyllschicht zusammensetzen, die viel geringere Anzahl der radial strahlenden, bandförmigen Fortsätze dieser Chlorophyllschicht und den spiraligen Verlauf der wandständigen Endabschnitte dieser Fortsätze. Dazu ist *E. oblonga* am hinteren Körperende stets sehr stumpf, *E. sanguinea* nach den Abbildungen bei Klebs (l. c.) und Stein (l. c. Taf. XX. Fig. 19) deutlich zugespitzt; die Schleimhülle von *E. sanguinea* wird durch Jod nicht gefärbt; endlich liegen bei *E. oblonga* Augenfleck und Hauptvakuole am vorderen Körperende noch innerhalb der Chlorophyllschicht, bei *E. sanguinea* nach der Abbildung von Klebs (l. c.) ausserhalb derselben.

disch, bald eiförmig gestalteten Körpers dieser Euglene verlief, der Körperoberfläche parallel, eine dunkelgrüne Schicht, von welcher zahlreiche bandartige Fortsätze gegen die Peripherie hin strahlten. Diese Chlorophyllschicht war aus etwa 15—25 Chromatophoren zusammengesetzt, deren Mittelstücke mit den beschalteten Pyrenoiden ziemlich gleichmässig in der Fläche der Chlorophyllschicht sich vertheilten. Von diesen Mittelstücken der Chromatophoren streckten sich zahlreiche schmal bandförmige Fortsätze gegen die Körperoberfläche hin und lehnten sich hier in Gestalt schmaler Bänder in mehr oder minder langer Ausdehnung der Innenseite der Zellhaut an. Dabei hatten sich diese wandständigen Bänder fast sämmtlich einander parallel gestellt und, offenbar wegen besserer Ausnutzung des vorhandenen Raumes, gegen die Längsachse des Zellkörpers schräg gerichtet, sodass sie als spiralig verlaufende Streifen, der feinen Spiralfärbung der Zellhaut durchaus parallel, die Innenseite der letzteren auskleideten: die Aussenansicht der lebenden Zelle weist infolgedessen eine sehr eigenthümliche Vertheilung der grünen Färbung auf, indem von dunkelgrünem Grunde zahlreiche schmale hellgrüne Spiralbänder von sehr wechselnder Länge sich abheben. Die genauere Aufklärung des Baues der Chlorophyllschicht aber ist dadurch an lebenden Individuen, auch wenn sie nur wenige Paramylonkörner aufweisen, sehr erschwert. Allein an gehärtetem Materiale gelingt es ohne grosse Schwierigkeit, sich von dem eben beschriebenen Baue der Chlorophyllschicht und der genannten Gestaltung der einzelnen Chromatophoren zu überzeugen. —

Eben denselben Bau der Chlorophyllschicht glaube ich nun auch auf Grund der Beschreibung<sup>1)</sup> und der Abbildung bei Klebs (l. c. p. 69—70, Taf. III. Fig. 20) für *E. sanguinea* Ehb. annehmen zu sollen. Ich habe diese Spezies zwar leider noch nicht selbst untersuchen können. Allein die erwähnte Abbildung bei Klebs er-

1) Nach Klebs besitzt diese Spezies bandförmige Chlorophyllträger, die „radial gegen die, die Paramylonkörner in hohlkugelige Schicht enthaltende Mitte“ strahlen. Pyrenoide waren an diesen bandförmigen Chlorophyllträgern nicht zu beobachten gewesen; doch hatte Klebs, wie er in einer Anmerkung hinzufügt, nachträglich noch uhrglasförmig verbogene Paramylonscheiben aufgefunden, ohne jedoch den Zusammenhang derselben mit den Chlorophyllträgern feststellen zu können.

scheint mir so charakteristisch und erinnert mich so lebhaft an die Ausbildung der Chlorophyllschicht von *E. oblonga*, dass ich kaum zu irren glaube, wenn ich annehme, dieser Habitus der Chlorophyllschicht von *E. sanguinea* beruhe auf der gleichen Gestaltung der Chromatophoren wie bei *E. oblonga*. Nur müssen hier bei *E. sanguinea* der Abbildung zufolge viel zahlreichere Chromatophoren mit viel zahlreicheren bandförmigen Fortsätzen die Chlorophyllschicht zusammensetzen als bei *E. oblonga*. Und ausserdem muss bei *E. sanguinea* die regelmässige spiralige Anordnung der wandständigen Abschnitte jener Fortsätze kaum angedeutet sein oder vollständig fehlen, da sonst Klebs wohl sicher nicht unterlassen haben würde, in seiner Beschreibung dies hervorzuheben oder in seiner Zeichnung dies anzudeuten. Infolge dieser grösseren Zahl von Chromatophoren, welche anscheinend die Chlorophyllschicht von *E. sanguinea* zusammensetzen, dürfte aber auch die Aufklärung ihrer Struktur sehr viel grössere Schwierigkeiten bereiten, als dies bei der ziemlich übersichtlich gebauten *E. oblonga* der Fall ist.

---

Die soeben beschriebenen Chromatophoren von *E. oblonga* lassen übrigens noch eine andere Weise der Beschreibung zu. Anstatt als scheibenförmige Chromatophoren mit zahlreichen, tief eingeschnittenen, bandförmigen Randlappen kann man dieselben ebenso gut auch beschreiben als unregelmässige sternförmige Chromatophoren mit zahlreichen bandförmigen Fortsätzen, welche sämtlich in der Medianebene von dem pyrenoidhaltigen Mittelstück entspringen und sämtlich nach derselben Seite hin sich umschlagen. Durch die erstere Weise der Darstellung werden diese Chromatophoren als Gestaltungs-Modifikationen der Chromatophoren von *E. granulata* geschildert und dadurch diesen Chromatophoren als komplizirtere Gestalten angereiht, wie es zuvor auch ausdrücklich betont worden ist. Die letztere Weise der Beschreibung aber fasst diese Chromatophoren als Modifikationen der Chromatophoren von *E. viridis* und *E. geniculata* auf und reiht dieselben dadurch diesen Gebilden an.

In der That stellen die fraglichen Chromatophoren ein vortreffliches Bindeglied dar zwischen den beiden Gestaltungs-Typen der Chromatophoren von *E. granulata* und *E. viridis*, Typen, die

auf den ersten Blick ziemlich unvermittelt einander gegenüber zu stehen scheinen.

Die unregelmässig sternförmige Gestalt der Chromatophoren von *E. viridis* findet sich, wie oben beschrieben, fast unverändert wieder in den Zellen von *E. geniculata* mit zwei Chromatophoren, die in der Längsachse der Zelle vor und hinter dem central gelagerten Zellkern vertheilt sind. Sehr häufig findet man nun eines dieser beiden Chromatophoren oder beide zugleich durch Theilung in je zwei, seltener drei analoge, aber kleinere Chromatophoren zerfallen, die nun in den vorhandenen Raum sich theilen. Dabei geschieht es nicht selten, dass zwei dieser sternförmigen Chromatophoren neben einander, anstatt wie gewöhnlich hinter einander, zu liegen kommen. Die beiden Mittelstücke der sternförmigen Chlorophyllträger sind dann aus der Längsachse des Zellkörpers seitlich verschoben und der Körperoberfläche mehr genähert; ihre Fortsätze aber strahlen nun nicht mehr allseitig aus, sondern wenden sich sämtlich nur dem nächstgelegenen Theile der Körperoberfläche zu, sodass der Abschnitt des langgestreckten Zellkörpers, den sonst ein einzelnes Chromatophor mit seinen allseitig strahlenden Fortsätzen beherrscht, nun von den beiden Gruppen von Fortsätzen der beiden, neben einander gelagerten Chlorophyllträger versorgt wird.

Geht dann die Vermehrung der Chromatophoren in derselben Weise noch weiter, so muss natürlich der Abschnitt der Körperoberfläche, welchen das einzelne Chromatophor mit seinen bandförmigen Fortsätzen beherrscht, immer kleiner werden. Hierbei aber erscheint es dann ganz einfach und natürlich, dass nun diese Fortsätze an dem Mittelstück in eine einzelne Ebene parallel der Körperoberfläche sich ordnen, die äussere und innere Oberfläche des Mittelstückes aber frei lassen, auf der dann grössere gebogene Paramylon-scheiben sich ausbilden können. Und damit ist dann die Gestalt der Chromatophoren von *E. oblonga* erreicht, die ihrerseits sehr einfach an die Chromatophoren von *E. granulata* sich anschliessen.

So erweisen sich diese Chromatophoren, so eigenartig ihre Gestaltung zunächst erscheinen mag, als eine sehr interessante Mittel-form, welche in vortrefflichster Weise die extremeren Gestaltungstypen der Chromatophoren von *E. granulata* und *E. viridis* verbindet.

---



Die eben besprochenen Chromatophoren von *E. oblonga* liessen sich von den sternförmigen Chromatophoren von *E. viridis* ableiten durch die Annahme wiederholter Theilung und einseitiger, aber regelmässiger Ausbildung der Theilstücke. Werden statt dessen die einzelnen Theilstücke unregelmässig ausgebildet, so muss auch die ganze Chlorophyllschicht eine regellose Gestaltung annehmen, namentlich wenn die einzelnen Chromatophoren ungleich gross sind und ungleichmässig in der Zelle sich gruppieren.

Dies ist nun bei sehr vereinfachter Ausbildung der einzelnen Chromatophoren thatsächlich der Fall bei einer Art von *Euglena*, die Klebs als Varietät *β. olivacea* mit *E. viridis* vereinigt, die aber von dieser Form wesentlich verschieden ist. Bei dieser *E. olivacea*<sup>1)</sup>

1) *Euglena olivacea* (*E. viridis β. olivacea* Klebs).

Körper im ausgereckten Zustande spindelförmig, vorne abgerundet, hinten in eine kurze hyaline Schwanzspitze zugeshärft. Zellhaut sehr fein und schwach spiralig gestreift. Zilie so lang wie der Zellkörper oder etwas länger. Augenfleck ziemlich gross. Zellkern im hinteren Theile der Zelle. Chromatophoren zahlreich, wandständig, sehr unregelmässig sternförmig gestaltet mit kleinem pyrenoidhaltigem Mittelstück, von dem nur wenige, ungleich lange, ungetheilte oder verschieden zertheilte, schmal-bandförmige Fortsätze entspringen; diese Fortsätze im ausgerecktem Zellkörper meist längslaufend, vielfach in Zahl von 5–8, sehr häufig in Zahl von 2 oder 1; die Mittelstücke meist zu mehreren in Gruppen zusammengestellt, während die bandförmigen Fortsätze in sehr wechselnder Weise der Zellhaut sich anlehnen und eine sehr verschieden gestaltete wandständige Chlorophyllschicht, die aus ungleichen Bandabschnitten und Scheibchen sich zusammensetzt, herstellen; Pyrenoide sehr rudimentär, stets nackt. Färbung der Chromatophoren hellgelblich-olivengrün.

Paramylonkörner in Gestalt kleiner oder grösserer, ovaler bis länglicher, ziemlich dicker Scheibchen, bei grosser Anzahl hauptsächlich in der Mitte des ganzen Zellkörpers angehäuft.

Theilung im abgerundeten Zustande innerhalb einer dünnen Hüllhaut. Dabei bilden die Individuen vielfach dunkelgrüne, dünne Häute an der Oberfläche des Wassers.

Metabolie nur mässig lebhaft, in analoger Weise wie bei *E. viridis*.

Durchschnittliche Lg. = 0,068 mm, Br. = 0,014 mm.

Diese Art fand ich gesellig an der Oberfläche eines Dorfteiches in der Nähe von Bonn. Nach Klebs ist dieselbe vorzugsweise in Gewässern, die reich an organischen Zersetzungsprodukten sind (Mistpfützen der Dörfer, Abläufen von Bierbrauereien, Abtritten etc.), verbreitet. —

Ich trage kein Bedenken, die hier beschriebene *Euglene* für identisch zu halten mit der *E. viridis β. olivacea* Klebs, obgleich Klebs die Gestaltung der Chromatophoren in etwas anderer Weise schildert. Die Analogie mit *E. viridis*, die bei dieser Form in der ganzen Gestaltung des Körpers, in der Art der

erscheint die wandständige Chlorophyllschicht lang ausgestreckter, frei schwimmender Individuen zusammengesetzt aus zahlreichen, sehr verschieden gestalteten Chromatophoren. Sehr häufig finden sich ungleich lange und ungleich breite, längslaufende, zuweilen etwas schräg gerichtete, ziemlich dünne Bänder, welche ungefähr in ihrer Mitte ein wenig gegen das Zellinnere hin eingebogen und verdickt sind, im Uebrigen aber der Zellhaut anliegen. Die eingebogene und verdickte Mitte dieser Bänder enthält ein einzelnes Pyrenoid und kann so als Mittelstück des einzelnen Chromatophors angesehen werden, von welchem nur zwei, meist ungleich lange bandförmige Fortsätze auslaufen. Nicht selten aber finden sich auch derartige Mittelstücke, von denen nur ein einziger bandförmiger Fortsatz entspringt, die dann als einwärts gebogene verdickte Endabschnitte eines einzelnen Chlorophyllbandes erscheinen. In zahlreichen anderen Fällen aber laufen von dem Mittelstücke drei oder selbst mehr ungleiche bandförmige Fortsätze aus. — Von diesen verschiedenen Gestalten sind häufig die einfach bandförmigen am zahlreichsten vertreten. Zuweilen aber überwiegen auch die mehrstrahligen Chromatophoren

Metabolie und in der Weise der Zelltheilung so deutlich hervortritt, dass man nur allzu sehr versucht wird, dieselbe als Varietät von *E. viridis* anzusehen, macht meines Erachtens die Erkennung dieser Euglenen-Form zu einer ziemlich leichten und sicheren.

So gross aber auch die erwähnte Aehnlichkeit mit *E. viridis* sein mag, so macht doch meines Dafürhaltens die durchaus abweichende Ausbildung der Chromatophoren eine spezifische Vereinigung beider Formen ganz unmöglich. Klebs hatte bereits constatirt (l. c. p. 68), dass beide Formen in der Kultur sich constant erhalten und im beweglichen Stadium stets leicht zu unterscheiden sind; allein Klebs hatte die Differenz in der Ausbildung der Chlorophyllschicht nicht erkannt, oder vielmehr, er hatte die Ausbildung der Chlorophyllschicht von *E. olivacea* einfach auf *E. viridis* übertragen und unter diesen Umständen freilich nicht genügenden Anlass zur spezifischen Trennung beider Formen gefunden. Hätte er jedoch meine bestimmte Angabe über eine ganz andere Gestaltung der Chlorophyllträger von *E. viridis* an dieser Spezies selbst etwas genauer geprüft, so würde er wohl ebenfalls nicht einen Moment an der Nothwendigkeit gezweifelt haben, *E. viridis* und *E. olivacea* als selbständige Spezies von einander zu trennen. —

Nach Klebs (l. c. p. 67) ist *E. viridis*  $\beta$ . *olivacea* „ausgezeichnet durch den olivengrünen Ton des Chlorophylls“, oder, wie er an anderer Stelle (p. 68) sagt, durch die bräunlich-olivengrüne Färbung. Die Individuen, die mir zu Gesicht kamen, waren sämmtlich mehr hellgelblich-olivengrün gefärbt. Doch dürfte der Farbenton wohl einigem Wechsel unterliegen.

an Zahl über die einfach bandförmigen, zwei- oder einstrahligen Gestalten; und in manchen Fällen können sogar diese letzteren bandförmigen Chromatophoren gänzlich zurücktreten hinter den mehrstrahligen Formen, die nun ganz deutlich als unregelmässige Sterne mit sehr kleinem Mittelstück und sehr ungleichen bandförmigen Fortsätzen sich darstellen. — Solche Chromatophoren aber liegen meist zu mehreren in Gruppen beisammen, sodass ihre Fortsätze nicht selten über einander weglaufen oder seitlich durch breitere Arme oder ganz dünne Stränge mit einander fusioniren. Nimmt man dann hierzu noch die Thatsache, dass die Abschnitte dieser bandförmigen Fortsätze, welche der Zellhaut direkt anliegen, sehr mannigfaltig gestaltet sind, bald gerade, bald geschlängelt verlaufen oder im Bogen sich seitwärts wenden, so ergibt sich daraus eine äusserst unregelmässige Gestaltung der ganzen Chlorophyllschicht.

Diese Chromatophoren sind in sehr wechselnder Weise längs der Oberfläche des spindelförmigen Zellkörpers vertheilt. Das Vorderende desselben ist meist frei von Chromatophoren und farblos. Auch lagern sich längs des Zellkerns, der nahe an das hintere Körperende gerückt ist, meist nur einzelne Fortsätze von Chromatophoren. Hinter diesem Zellkerne aber sind stets noch einzelne Chromatophoren zu finden; die Mehrzahl derselben jedoch gruppirt sich vor dem Zellkern und zwar meist so, dass eine grössere Anzahl der eingebogenen und verdickten Mittelstücke ungefähr in gleicher Höhe in der Zellmitte vertheilt ist. Dadurch erscheint hier auch bei vollständigem Fehlen der Paramylonkörner die Chlorophyllschicht dichter und dunkler gefärbt und zugleich weiter nach der Zellmitte hin vorgewölbt, und es entsteht ein ganz ähnliches Habitusbild der grüngefärbten Zelle wie das Habitusbild einer körnerarmen Zelle von *E. viridis*. Doch kommt dies Bild hier in ganz anderer Weise zu Stande wie bei der letztgenannten Spezies.

Diese Ausbildung der Chlorophyllschicht bei lang ausgereckten Zellen verliert nun jeden Rest von Regelmässigkeit bei contrahirten Individuen, namentlich bei fast kugeliger Abrundung des Zellkörpers. Hier laufen vielfach die Fortsätze der einzelnen Chromatophoren über einander weg, die verdickten Mittelstücke rücken vielfach dicht an die Zellhaut heran oder ziehen umgekehrt auch die bandförmigen Fortsätze streckenweise von der Zellhaut selbst ab. Der Zellhaut un-



mittelbar anliegend aber erscheint ein regelloses Gemenge der verschiedensten Bandabschnitte und Scheibchen, das in seiner Zusammensetzung im Einzelnen oft recht schwierig zu entwirren ist.

Bei dieser grossen Unregelmässigkeit in der Ausbildung der Chlorophyllschicht muss ich es dahin gestellt lassen, ob die einzelnen Bandabschnitte und Scheibchen, die der Zellhaut unmittelbar anliegen, sämtlich mit den verdickten eingebogenen Mittelstücken im Zusammenhang stehen oder nicht. Mir schienen allerdings diese Bandabschnitte und Scheibchen sämtlich nur Abschnitte der bandförmigen Fortsätze jener Mittelstücke zu sein, nicht aber selbstständige scheibenförmige pyrenoidfreie Chromatophoren. Allein ich war in der That nicht in allen Fällen im Stande, den Zusammenhang jener Scheibchen mit den pyrenoidhaltigen Mittelstücken sicher nachzuweisen. Andererseits aber gelang es mir ebensowenig, anscheinend isolirte Scheibchen als selbstständige pyrenoidfreie Chromatophoren mit Sicherheit zu erkennen. So ziehe ich es denn vor, einstweilen *E. olivacea* nur pyrenoidhaltige, unregelmässig bandförmige Chromatophoren zuzuschreiben, ohne dass ich es jedoch in Abrede stellen wollte, dass sich gelegentlich einzelne Abschnitte dieser Bänder als selbstständige scheibenförmige Chromatophoren abtrennen können<sup>1)</sup>.

Das eingebogene verdickte Mittelstück dieser Chromatophoren enthält ein einzelnes Pyrenoid. Der eingebogene verdickte Abschnitt des Chromatophors ist von sehr verschiedener Ausdehnung.

1) Nach Klebs (l. c. p. 68, vergl. auch p. 35) besitzt *E. olivacea* (= *E. viridis*  $\beta$ . *olivacea* Klebs) Chlorophyllbänder, die in ziemlich flachem „Bogen in der Peripherie des Cytoplasmas“ verlaufen, ziemlich unabhängig „von dem Haufen Paramylonkörner, der häufig mehr im unteren Theile des Körpers liegt.“ „Bei sehr vielen Exemplaren sind die Chlorophyllbänder eingeschnürt oder zerschlitzt und zerfallen in mannigfach geformte bald eckige, bald rund scheibenförmige kleinere Stücke.“ — Klebs sind offenbar die rudimentären Pyrenoide im Inneren der einwärts gebogenen, verdickten Abschnitte der Chlorophyllbänder entgangen. Von den wandständigen Bandabschnitten und verschieden gestalteten Scheibchen aber, die Klebs hier beschreibt, erkannte ich eine grössere Anzahl mit Bestimmtheit als Endlappen bandförmiger Fortsätze der Chromatophoren-Mittelstücke, nicht als selbstständige Chromatophoren. Bei anderen vermochte ich nicht mit Sicherheit diese Frage zu entscheiden. Ich muss es deshalb, wie oben erwähnt, dahin gestellt lassen, ob eine Anzahl der isolirten Scheibchen, die Klebs hier erwähnt, wirklich selbstständige Chromatophoren darstellt. Eine gelegentliche Abgliederung solcher Abschnitte der eigentlich typischen Chromatophoren halte ich, wie schon oben (p. 4, 26 Anm. 1) hervorgehoben, keineswegs für unmöglich.

Bald kleiner, bald grösser erscheint sein Umriß bald gerundet, bald mehr oder weniger in die Länge gestreckt. Die Substanzmasse dieser Verdickung ist an der lebenden Zelle etwas stärker lichtbrechend als die übrigen Abschnitte des Chromatophors, an gehärtetem Materiale aber färbt sie sich deutlich intensiver als die letzteren und nimmt zuweilen bei Färbung mittelst Gentianaviolett ganz deutlich die charakteristische blaue Färbung der Pyrenoide an. Es erscheint somit hier die innere Substanzmasse dieser verdickten Abschnitte als Pyrenoid ausgebildet. Doch ist allerdings dieses Pyrenoid hier nur sehr wenig substanzreich und ganz und gar ohne bestimmte scharfe Grenze gegen die angrenzenden Abschnitte des Chromatophors. Die charakteristische Pyrenoid-Substanz ist nur in äusserst geringer Menge hier angehäuft, der ganze Abschnitt des Chromatophors nur sehr wenig von den übrigen Abschnitten different ausgebildet. Die ganzen Pyrenoide sind hier fast vollständig rudimentär.

Dieser rudimentären Ausgestaltung der Pyrenoide entspricht ferner auch das vollständige Fehlen der Paramylonschalen, die für die Pyrenoide aller bisher besprochenen Euglenen so charakteristisch sind. Die Paramylonkörner von *E. olivacea*, die in sehr wechselnder Menge in den einzelnen Individuen zu finden sind, stellen sämtlich isolirte kleine scheibenförmige Körper dar; uhrglasförmig gebogene Paramylonschalen aber fehlen hier vollständig, die Pyrenoide sind stets vollständig nackt. —

So unregelmässig somit auch die Ausbildung der Chromatophoren bei *E. olivacea*<sup>1)</sup> sein mag, so scheint mir doch aus den mitgetheilten Thatsachen deutlich hervorzugehen, dass diese Chromatophoren sämtlich aufzufassen sind als vereinfachte und zugleich ganz unsymmetrisch ausgebildete Formen der sternförmigen Chromatophoren von *E. viridis*. Diese Vereinfachung geht zuweilen bis zur Reduktion zu einfach bandförmiger Gestalt fort, die reicher ausgebildeten Chromatophoren aber lassen die typische Sternform

---

1) Nach der Beschreibung und Abbildung, die Klebs (l. c. p. 70—71, Taf. III. Fig. 4 u. 8) von *E. variabilis* giebt, möchte ich es nicht für unwahrscheinlich halten, dass sich *E. variabilis* in der Ausbildung der Chromatophoren an *E. olivacea* anschliesst. Ich selbst jedoch habe diese Spezies bisher leider noch nicht aufzufinden vermocht.

noch ganz deutlich erkennen. — Jedenfalls aber stellen diese Chromatophoren von *E. olivacea* einen ganz eigenartigen Gestaltungstypus der Chromatophoren dar.

Als einfachste Ausbildung des Typus der Chromatophoren von *E. granulata* waren zuvor die Chromatophoren von *E. gracilis* und *E. pisciformis* erwähnt worden. Von diesen führt nun aber noch eine Reihe weiterer Formen zu noch einfacheren Gestalten hin.

So besitzt zunächst *E. mutabilis*<sup>1)</sup> (Taf. I. Fig. 3) im Inneren des dünnen, langgestreckten, cylindrischen Zellkörpers, in dessen Mitte der Zellkern liegt, mehrere wandständige scheiben-

1) *Euglena mutabilis*.

Körper in der Bewegung sehr langgestreckt cylindrisch und dünn, nach vorne ein wenig verjüngt, nach hinten in eine lange farblose Spitze ausgezogen. Zellhaut ohne erkennbare spirale Streifung. Zellkern ungefähr in der Mitte des Zellkörpers. Chromatophoren 2–4 (selten mehr), gleichmässig oberhalb und unterhalb des Zellkerns vertheilt, von Gestalt dünner wandständiger Scheiben mit unregelmässig gelapptem oder eingeschnittenem Rande; in wechselnder Grösse erscheinen dieselben bald rinnenförmig gebogen, bald fast hohlcylindrisch geschlossen; in der Mitte enthält jedes Chromatophor ein einzelnes Pyrenoid ohne Paramylonshalen. Zillie . . .

Paramylonkörner in Gestalt kleiner kurzer abgeflachter Stäbchen oder länglicher Scheibchen auf der Innenseite der Chlorophyllschicht.

Durchschnittliche Lg. = 0,08–0,09 mm, Br. = 0,007 mm.

Beim Uebergang in das Ruhestadium infolge Austrocknens des Wassers verkürzt sich die Zelle zu kurz tonnenförmiger oder dick spindelförmiger Gestalt mit kurzer Spitze am Hinterende und meist halsartig vorgestrecktem Vorderende, ohne eine Hülle auszuschleiden.

Diese Art ist durch ausserordentlich lebhafte Metabolie ausgezeichnet. Die Individuen kriechen meist am Grunde des Wassers umher, indem sie in der mannigfaltigsten Weise ihre Körpergestalt wandeln und in äusserst lebhafter Beweglichkeit sich fort und fort umgestalten.

Ich fand diese Art in sehr grosser Individuenzahl in einem halb ausgetrockneten Waldgraben in der Nähe von Bonn. —

Dieser Form scheint mir sehr nahe zu stehen die *E. acus*  $\beta$ . *mutabilis* Klebs. Die Gestalt des ganzen Zellkörpers, die lebhafte Metabolie, die Form der Paramylonkörner lassen beide Formen einander sehr ähnlich erscheinen. Ja, ich würde nicht anstehen, beide Formen für identisch zu halten, wenn nicht Klebs seine Form als  $\beta$ . *mutabilis* zu *E. acus* gestellt hätte, d. h. zu einer Spezies, welche zahlreiche kleine scheibenförmige Chromatophoren ohne Pyrenoide besitzt. Dieser Stellung zufolge muss die Klebs'sche Form in der Gestaltung der Chromatophoren sich wesentlich von der hier beschriebenen *E. mutabilis* unterscheiden, falls nicht etwa jene Stellung eine irthümliche ist.



förmige Chromatophoren mit sehr unregelmässig gelapptem oder zerschnittenem Rande. Diese Chromatophoren vertheilen sich gleichmässig in die beiden Zellhälften, so dass gewöhnlich 1 oder 2 (seltener mehr) Chromatophoren auf jeder Seite des Zellkerns zu finden sind. Das einzelne Chromatophor liegt in der ausgestreckten Zelle mit seiner Mediane einseitig der Zellhaut an und greift mit seinen Rändern mehr oder weniger weit auf die entgegengesetzte Seite hinüber, sodass es rinnenförmig bis fast hohlcylindrisch gebogen der Zellhaut überall dicht sich anlehnt. In seiner Mitte aber ist es deutlich lokal verdickt, und in dieser Verdickung, die nach der Zellmitte hin deutlich vorspringt, ist ein einzelnes, gewöhnlich sehr substanzarmes Pyrenoid eingeschlossen. Dasselbe ist an der lebenden Zelle nur wenig durch hellere Färbung und etwas stärkeren Glanz von den angrenzenden Abschnitten des Chromatophors zu unterscheiden und tritt auch an gehärtetem Materiale nur selten als dichter, stark lichtbrechender Körper deutlich hervor. In allen Fällen aber geht seine Substanzmasse ganz allmählich in die angrenzende Chromatophoren-Substanz über, sodass eine scharfe Abgrenzung des Pyrenoids weder an lebendem noch an gehärtetem Materiale ausführbar ist.

Dieses Pyrenoid der Chromatophoren von *E. mutabilis* aber ist ebenso wie die Pyrenoide von *E. olivacea* stets nackt, niemals beschalt. Uhrglasförmig gebogene Paramylonscheiben fehlen den Pyrenoiden der vorliegenden Spezies stets. Dafür entstehen längs der Innenfläche der Chromatophoren zahlreiche kleine Paramylonkörner von Gestalt ganz kurzer Stäbchen oder länglicher Scheibchen, die, Anfangs von sehr geringer Grösse, allmählich sich verdicken und an Grösse zunehmen.

Eine ähnliche Ausbildung der Chromatophoren wie *E. mutabilis* besitzt ferner *E. deses* Ehb. Während aber die einzelnen Chromatophoren der ersteren Art, die meist nur in geringer Anzahl (2—4, seltener mehr) vorhanden sind, grössere gebogene Scheiben mit unregelmässig gelapptem Rande darstellen, besitzen die viel zahlreicheren, kleineren Chromatophoren von *E. deses* (Taf. I. Fig. 10) die Gestalt ovaler oder rundlicher<sup>1)</sup> Scheibchen, die, der Zellhaut

1) Nach Klebs (l. c. p. 73, vergl. auch p. 35) sind bei *E. deses* die

innen anliegend, nur wenig gebogen sind. Diese Scheibchen sind in ihrer Mitte deutlich angeschwollen; diese Verdickung aber umschliesst ein flach linsenförmiges Pyrenoid, das ausserordentlich substanzarm ist. Dasselbe lässt sich kaum von der angrenzenden Chromatophoren-Substanz unterscheiden und erscheint an der lebenden Zelle eigentlich nur als etwas heller gefärbte und etwas stärker glänzende Innenmasse der lokalen Verdickung des Chromatophors. Auch an gehärtetem Materiale tritt dasselbe kaum durch etwas grössere Dichte der Substanz hervor und nimmt auch durch die charakteristischen Färbungsmittel keine irgendwie auffallende Färbung an, wodurch es sich deutlich von der angrenzenden Chromatophoren-Substanz unterscheiden liesse. Eine scharfe Abgrenzung dieses Pyrenoids aber ist in allen Fällen vollständig unmöglich.

Diesem substanzarmen Pyrenoide, dessen Masse sich fast gar nicht von der angrenzenden Chromatophoren-Substanz unterscheidet, fehlen die uhrglasförmig gebogenen Paramylonschalen vollständig. Die Pyrenoiden von *E. deses* sind stets nackt. Statt dessen aber entstehen in der Zelle kleine Paramylonkörnchen in wechselnder Zahl oder mehrere grosse lang-stabförmige Körner, die auf der Innenseite der Chlorophyllschicht in dem hyalinen Protoplasma der Zelle sich vertheilen.

Dieser typischen Form von *E. deses* reiht sich dann zunächst eine Form an, die Klebs als *E. deses*,  $\beta$ . *intermedia* beschrieben hat, die aber vielleicht richtiger als besondere Spezies *E. intermedia* von *E. deses* abgetrennt würde.<sup>1)</sup> Der Beschreibung von Klebs zufolge besitzt die genannte *Euglene* zahlreiche wandständige, „rund scheibenförmige“ Chromatophoren, in deren Mitte ein Pyrenoid gar nicht mehr zu unterscheiden ist. Damit ist dann die Ver-

„Chlorophyllträger kurz bandförmig mit deutlichem, aber nacktem Pyrenoid“. Allein seine Abbildung von *E. deses* (Taf. II, Fig. 31) zeigt ganz deutlich rundliche Chlorophyllscheibchen. Ebenso zeigt auch die Abbildung bei Stein (*Organismus der Infusionsthiere*. Thl. III. Abth. 1. Taf. 20. Fig. 14–16) rundliche, zuweilen etwas längliche Chlorophyllscheibchen. In gleicher Weise fand auch ich an dem Materiale, das mir selbst vorgelegen hat, überall rundliche, scheibenförmige Chromatophoren.

1) Klebs selbst führt bereits an einer Stelle seiner Abhandlung (p. 40) diese Form einfach als *E. intermedia* auf.



einfachung der Gestalt der Chromatophoren gegenüber der zuletzt besprochenen Form noch um einen Schritt weiter gegangen, das Pyrenoid, das bei letzterer Form bereits stets nackt war, ist hier bei einer nahe verwandten Form gar nicht mehr vorhanden.

Diese letztere Thatsache aber dürfte im Hinblick auf die nahe Verwandtschaft der beiden Formen *E. deses* und *E. intermedia* wohl besser dahin ausgedrückt werden, dass die Pyrenoide, die bei *E. deses* nur schwierig, oft nur sehr schwierig als eigenartige Gebilde zu erkennen sind, bei *E. intermedia* gar nicht mehr durch irgend ein Merkmal von der angrenzenden Chromatophoren-Substanz sich unterscheiden lassen. Die geringe Deutlichkeit der Pyrenoide bei *E. deses* weist nämlich mit grosser Entschiedenheit darauf hin, dass ein vollständiger Ausfall der Pyrenoide innerhalb des Formenkreises der Gattung *Euglena* in Wirklichkeit nicht stattfindet; vielmehr dürfte dem thatsächlichen Verhalten am besten die Ausdrucksweise entsprechen, dass die Substanzmasse des Pyrenoids, die bei *E. deses* von der umgebenden Chromatophoren-Substanz sich nur sehr wenig unterscheidet, bei *E. intermedia* der angrenzenden Chromatophoren-Substanz vollständig gleich beschaffen ist, sodass eine Unterscheidung nicht mehr möglich ist. Sehr einfach aber würde sich dies, der schon mehrfach erwähnten Auffassungsweise entsprechend, durch die Annahme erklären, dass die lokale Anhäufung von Pyrenoid-Substanz, die bei *E. deses* schon sehr unbedeutend ist, bei *E. intermedia* ganz unmerklich wird, resp. vollständig ausfällt. Dagegen dürfte die Auffassung, dass den Chromatophoren von *E. deses* regelmässig ein eigenartiger Körper eingelagert sei, welcher den Chromatophoren der nächstverwandten *E. intermedia* vollständig fehlte, bei dem Vergleich der Thatsachen wohl kaum einige Wahrscheinlichkeit für sich in Anspruch nehmen können.

---

Der letztbesprochenen *E. intermedia* reiht sich nun in der Ausbildung der Chromatophoren eine ganze Reihe von *Euglenaceen* an. Bei denjenigen Formen, die ich selbst genauer untersuchen konnte, fanden sich allgemein zahlreiche kleine flache Chlorophyllscheibchen von rundlich-eckigem (bald mehr gerundetem, bald mehr polygonalem) Umriss, welche in wandständiger Anordnung eine mehr oder minder dicht geschlossene Chlorophyllschicht bildeten. Meist

überkleidete diese Chlorophyllschicht die ganze Oberfläche des ausgestreckten Zellkörpers mit Ausnahme der farblosen Stachelspitze am hinteren Körperende und zuweilen auch (doch selten) des vordersten Körperabschnitts. Nicht selten auch war die Anzahl der Chlorophyllscheibchen eine so grosse, dass dieselben nicht sämmtlich in der geschlossenen Chlorophyllschicht Platz fanden, vielmehr einzelne Scheibchen gekantet und gegen die Körperoberfläche senkrecht gerichtet wurden oder auch noch weiter nach der Körpermitte hin in dem hyalinen Protoplasma sich vertheilten. Stets aber fehlten diesen kleinen scheibenförmigen Chromatophoren die Pyrenoide vollständig, und selbst eine Anschwellung der Mitte als Ort für das Pyrenoid war an den flachen dünnen Scheibchen nirgends aufzufinden<sup>1)</sup>.

In solcher Weise fand ich die Ausbildung der Chromatophoren bei verschiedenen Arten von *Euglena*, z. B. *E. acus* Ehb. (Taf. I. Fig. 1), *spirogyra* Ehb., *tripteris* (Duj.) Klebs, *Ehrenbergii* Klebs, und von *Phacus*, z. B. *Ph. pleuronectes* Nitzsch (Taf. I. Fig. 4, 7), *parvula* Klebs, *triquetra* Duj.

1) Nach Klebs erscheinen bei zahlreichen Arten „die Chlorophyllträger homogen, so bei *E. Ehrenbergii*, *oxyuris*, *acus* etc., den *Phacus*-Arten. Wenn man aber Quellungsmittel anwendet, so quillt die Mitte am stärksten auf und es zeigt sich ein heller, farbloser Kreis, als wenn hier ein Pyrenoid, wenn auch schwach entwickelt, vorhanden wäre.“

Wie die weitere Darstellung ergibt, hat Klebs die genannte Erscheinung bei Einwirkung von Quellungsmitteln auf lebende Chromatophoren, nicht auf gehärtetes Material, beobachtet. Die Erscheinungen, die bei solchem Verquellen lebender Chromatophoren eintreten, glaube ich jedoch nur mit äusserster Vorsicht für die Erkenntniss der Struktur dieser Körper verwerten zu dürfen. Es tritt hierbei so rasch eine tiefgreifende Desorganisation der ganzen Struktur ein, dass ich von diesen Verquellungs-Erscheinungen lieber ganz absehen möchte. An gehärtetem Materiale aber ist von jenem Auftreten eines hellen, farblosen Kreises, der etwa auf ein Pyrenoid hinweisen könnte, selbst bei Anwendung eines so energischen Quellungsmittels wie Kalilauge, gar nichts zu bemerken.

Uebrigens finde ich beim Aufquellen lebender Chromatophoren von *Phacus pleuronectes* und *Euglena acus* in Wasser die genannte Erscheinung, die Klebs beschreibt, kaum angedeutet. Die kleinen Chlorophyllscheibchen quellen zu unregelmässig kugeligen Körpern auf, wie es allgemein kleine scheibenförmige Chromatophoren der verschiedensten Pflanzen zu thun pflegen. Die Mitte dieser kugeligen Körper erscheint am meisten aufgelockert und gequollen. Allein als eine Andeutung einer Pyrenoid-Bildung glaube ich diese Thatsache, die zudem auch an pyrenoidhaltigen Chromatophoren (z. B. von *Bryopsis*) ganz ebenso zu beobachten ist, durchaus nicht auffassen zu dürfen.

(Taf. I. Fig. 8), *alata* Klebs, *longicauda* (Ehbg.) Duj., *ovum* (Ehbg.) Klebs (Taf. I. Fig. 13, 14), *teres*<sup>1)</sup> (Taf. I. Fig. 16). Nach den Angaben von Klebs gehören zu dieser Zahl noch *Euglena oxyuris* Schmarda und *Phacus oscillans* Klebs, die ich bisher noch nicht gesehen habe. Es scheint daher dieser Typus der Chromatophoren in den beiden Gattungen *Euglena* und *Phacus* der am weitesten verbreitete zu sein.

Somit erscheinen bei den besprochenen beiden Gattungen der Euglenaceen die Chromatophoren in sehr mannigfaltiger Weise gestaltet. Auf der einen Seite steht als extremste Form die Gestalt der kleinen flachen rundlich-eckigen Scheibchen, wie solche bekanntlich den meisten Archegoniaten und Phanerogamen ebenfalls eigen sind. Auf der anderen Seite bildet den Endpunkt der Reihe die unregelmässig sternförmige Gestalt der Chromatophoren von *E. viridis* und *E. geniculata*. Beide extreme Formen aber sind durch eine Reihe verschiedenster Mittelformen verbunden<sup>2)</sup>, die deutlich

1) *Phacus teres*.

Körper drehrund, eiförmig bis kurz spindelförmig, vorne abgerundet, nach hinten kegelförmig verjüngt und in eine kurze farblose Schwanzspitze zugespitzt. Zilie länger als der Körper. Zellhaut ziemlich dick, zart spiralig gestreift. Zellkern ziemlich gross, in der hinteren Körperhälfte. Chlorophyllschicht wandständig, ringsum ziemlich dicht geschlossen; Chromatophoren zahlreich, klein, scheibenförmig mit rundlich-eckigem Umriss.

Paramylonkörper theils in Gestalt grösserer ringförmiger Scheiben in Mehrzahl zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht eingeschaltet, theils in Gestalt kleinerer bis kleinster Ringe in wechselnder Anzahl auf der Innenseite der Chlorophyllschicht vertheilt.

Theilung . . . .

Durchschnittliche Lg. = 0,041 mm, Br. = 0,017 mm.

Diese Art fand ich in grosser Anzahl der Individuen gemeinschaftlich mit *Euglena mutabilis* in einem fast ausgetrockneten Waldgraben in der Nähe von Bonn im November 1883.

2) Wenn somit die Reihe der besprochenen Arten von *Euglena* und *Phacus* einen allmählichen Uebergang aufweist von kleinen, flach scheibenförmigen Chromatophoren bis zu complicirten sternförmigen Gestalten, so kann doch diese Uebergangsreihe keineswegs als typisches Beispiel für alle analogen Fälle dienen. Es sind vielmehr a priori noch mancherlei andere Wege denkbar, um die Chromatophoren der beiden genannten extremen Gestaltungstypen unter einander in Verbindung zu setzen, auf einander zurückzuführen. Und in der Wirklichkeit sieht man auch in der That in dem engen Rahmen nächster Ver-

darthun, dass auch die complicirten sternförmigen Chlorophyllträger von *E. viridis* und *E. geniculata* nichts anderes darstellen als einzelne Chromatophoren, die zwar beträchtlich grösser und reicher gegliedert sind als die einzelnen Chromatophoren von *E. acus*, resp. die einzelnen „Chlorophyllkörner“ der Moose, Farne und Phanerogamen, dennoch aber diesen kleinen Chromatophoren-Scheibchen durchaus homolog sind. Das dürfte ein Vergleich von *E. geniculata*, *oblonga*, *granulata*, *deses* und *acus* wohl vollständig überzeugend darthun.

Des weiteren finden sich in den besprochenen Formen der Euglenaceen in einem und demselben, ziemlich engen Verwandtschaftskreise pyrenoidhaltige und pyrenoidfreie Chromatophoren vereinigt. Die ersteren zeigen theils wohl ausgebildete, stets leicht erkennbare Pyrenoide (wie z. B. *E. granulata*), theils schwankt die Substanzmasse in diesen Pyrenoiden und damit zugleich ihre Sichtbarkeit zwischen ziemlich weiten Grenzen hin und her (*E. viridis*). Von den Chromatophoren mit deutlich ausgebildeten Pyrenoiden

wandtschaftskreise derartige extreme Gestaltungstypen in der verschiedensten Weise durch Zwischen- und Uebergangsformen verbunden.

Am häufigsten wird unter den Algen eine solche Verbindung zwischen kleinen flachen Chlorophyllscheibchen und sternförmigen Chromatophoren dadurch hergestellt, dass das Mittelstück des sternförmigen Chromatophors sich einseitig der Zellwand anlehnt, seine bisher radial strahlenden Fortsätze aber sich längs der Zellwand in einer Ebene ausbreiten und mehr oder weniger vollständig in seitlichem Zusammenschluss zu einer einzelnen flachen Scheibe sich vereinigen. So wird z. B. aus dem einzelnen unregelmässig sternförmigen Chromatophor mancher mariner *Chantransia*-Arten bei *Chantransia corymbifera* und einigen anderen Formen durch Heranrücken des pyrenoidhaltigen Mittelstückes an die Zellwand und seitliches Verschmelzen der nunmehr tangential ausstrahlenden Fortsätze ein hohleylindrisches Chromatophor mit unregelmässig gelappten Rändern. Weiterhin aber ist bei den *Chantransia*-Arten des süssen Wassers das Pyrenoid unsichtbar geworden, einer Vermehrung der Anzahl der scheibenförmigen Chromatophoren aber ist gleichzeitig eine beträchtliche Verringerung der Grösse parallel gegangen.

In anderen Fällen ist die Verbindung zwischen jenen extremen Formen noch in anderer Weise durch die mannigfaltigsten Uebergangsgestalten, die innerhalb desselben Verwandtschaftskreises neben jenen extremen Gestalten zu finden sind, vorgezeichnet. Vor Allem aber bietet ein genaueres Studium der Desmidiaceen und Bacillariaceen eine reiche Fülle der verschiedenartigsten Uebergänge zwischen den genannten und ebenso auch manchen anderen extremen Gestaltungstypen dar.



führt dann eine Anzahl von Mittelformen (*E. mutabilis*, *E. deses*, *E. olivacea*), deren Pyrenoide immer undeutlicher und schwächer entwickelt werden, hinüber zu denjenigen Chromatophoren, in denen distinkt ausgebildete Pyrenoide gar nicht mehr zu erkennen sind, denen Pyrenoide gänzlich fehlen (*E. acus* u. s. w.).

Besonderes Interesse aber bieten die eigenthümlichen Doppel-Pyrenoide von *E. granulata* u. a. A. dar, bei denen flach linsenförmige Pyrenoide nicht der mittleren Schicht, sondern der Rindenschicht der Chromatophoren eingelagert sind und zwei derartige Pyrenoide, einander gegenüber den beiden Rindenschichten eingelagert, mehr oder weniger genau auf einander treffen.

Eine oberflächliche Auflagerung der Pyrenoide auf die Aussenfläche der scheibenförmigen Chromatophoren aber war weder bei diesen letztgenannten Doppel-Pyrenoiden von *E. granulata* u. V., noch bei irgend einer anderen der untersuchten Spezies zu constatiren.

---

## II. Die Paramylonkörner der Euglenen.

In meiner Abhandlung über „die Chromatophoren der Algen“ hatte ich auch die geformten Produkte der Chromatophoren in Kürze besprochen und aus der Entwicklung derselben eine Reihe von Momenten hervorgehoben, die für die morphologische Kenntniss der Chromatophoren von Bedeutung sind. Als derartige geformte Produkte der Chromatophoren aber wurden neben den Stärkekörnern der grünen Algen, den Körnern der Florideen- und Phäophyceen-Stärke speziell auch die Paramylonkörner der Euglenen näher berücksichtigt (p. 156—160).

Dabei stellte sich mir für die Ausbildung dieser Paramylonkörner der Euglenen eine ziemlich wesentliche Differenz gegenüber den Stärkekörnern der grünen Algen heraus. Während nämlich die letzteren in allen untersuchten Fällen im Inneren der Chromatophoren angelegt und (wenigstens in allen sicher constatirten Fällen)

auch ausgebildet wurden, ergab sich für die Paramylonkörner der untersuchten Spezies von *Euglena*, dass diese Körner „wie bei den Florideen und Phäophyceen ausserhalb der Chromatophoren längs der Aussenfläche derselben in Gestalt kleiner Körnchen erst in geringerer, dann in grösserer Anzahl“ angelegt werden und „allmählich an Grösse“ zunehmen. Daraus folgerte ich für die Entstehung der Stärkekörner und Paramylonkörner eine nicht ganz unwesentliche Verschiedenheit, indem ich annahm, dass in dem einen Falle die Körner aus der Grundsubstanz der Chromatophoren gebildet werden, in dem zweiten Falle dagegen aus dem hyalinen Protoplasma der Zelle.

In seiner Monographie der *Euglenaceen* hat nun Klebs in mehreren einzelnen Punkten meinen Angaben über die Paramylonkörner der untersuchten Arten widersprochen; andererseits aber hat er für eine Reihe anderer *Euglenaceen*, die mir früher unbekannt geblieben waren, über die eigenthümlichen Paramylon-Gestalten, welche schon die älteren Autoren als ganz eigenartige Bildungen geschildert hatten, einige weitere Angaben hinzugefügt. Seine sämtlichen Beobachtungen aber führten ihn schliesslich zu dem Resultate, dass bei den *Euglenaceen* „die Paramylonkörner im Cytoplasma entstehen, nicht, wie die Stärkekörner, in direkter Abhängigkeit der Chlorophyllträger“ (p. 41–42).

Dieses letztere Resultat der Beobachtungen von Klebs veranlasste mich, die Frage nach der Entstehung der Paramylonkörner der *Euglenen* einer erneuten Untersuchung zu unterziehen und diese Untersuchung auch auf die eigenthümlichen grösseren Paramylonkörner derjenigen Arten, die ich erst neuerdings kennen gelernt habe, auszudehnen. Im Folgenden sollen die gewonnenen Resultate eingehender zusammengestellt werden. Dass dabei die einzelnen Formen der grösseren Paramylonkörner etwas ausführlicher behandelt werden, dürfte wohl zur Genüge dadurch sich rechtfertigen, dass bisher über diese eigenartigen Körper und ihre verschiedenartige Ausbildung noch wenig genauere Angaben vorliegen, die Gestaltung derselben aber nach den einzelnen Spezies ziemlich weitgehende Differenzen aufweist. Die vereinzelt Angaben der früheren Autoren sollen bei der Besprechung der einzelnen untersuchten Spezies näher berücksichtigt werden.

---

Für *Euglena viridis* Ehb. hatte ich seiner Zeit (l. c. p. angegeben, dass in der einzelnen Zelle Paramylonkörner „rings um das kugelige Mittelstück der sternförmigen Chromatopl in einfacher, lockerer, hohlkugelig Schicht“ ausgebildet werden, „späterhin treten dann auch längs der Fortsätze des Chromatop derartige Körner in immer reichlicherer Menge auf, und schließ werden diese Körner auch in andere entferntere Theile der g Zelle hingeführt“. — Nach Klebs (l. c. p. 35, 67) dagegen in der Mitte des Zellkörpers ein „kugelig Haufen von Paramylkörnern“, in dessen Mitte „eine dichtere Masse des Cytoplas sich vorfindet, die nicht als Pyrenoid, sondern nur als eine „Zonenzirung des Paramylon bildenden Plasmas“ angesehen werden.

Es ist nun bereits in der obigen Darstellung eingehender gewiesen worden, durch welche Untersuchungsmethoden man mit Sicherheit davon überzeugen kann, dass in der Mitte der zentralen Körnermasse ein allseitig wohl abgegrenztes Mittelstück des sternförmigen Chromatophors vorhanden ist. Von diesem ummässig kugelig-eckigen Mittelstück entspringen, allseitig strahlend, schmal bandförmige Fortsätze; die ganze übrige Oberfläche des Mittelstückes aber, die von den Insertionen jener Fortsätze frei gelassen ist, wird bedeckt durch ovale bis längliche, flach-scheibenförmige Paramylonkörner, welche dieser Oberfläche des Mittelstückes unmittelbar anliegen. Da nun die Gestalt dieses Mittelstückes sehr selten eine genau kugelige ist, so schliessen jene Körner nur selten zu einer genau hohlkugeligen (übrigens stets von den Fortsätzen des Chromatophors durchbrochenen) Schicht zusammen, bilden vielmehr zumeist einen ziemlich unregelmässigen, zuweilen anscheinend ganz regellosen „Haufen von Paramylonkörnern“, d

---

1) In meiner citirten Abhandlung (p. 157. Anm. 1) hatte ich mich mit einiger Reserve über die Lagerung der Paramylonkörner innerhalb des freien Protoplasmas ausgesprochen. Es war mir die Entscheidung der Frage, ob diese Körner stets dem farblosen Protoplasma und nicht der grünen Chromatophoren-Substanz eingebettet seien, nicht ganz über allem Zweifel haben gewesen. Auf Grund meiner fortgesetzten Untersuchungen über die *E. viridis* kann ich aber jetzt mit Bestimmtheit behaupten, dass bei *E. viridis* und bei allen untersuchten Euglenen die Paramylonkörner niemals den Chromatophoren eingelagert sind, sondern stets ausserhalb derselben in den unmittelbar angrenzenden oder in ferner gelegenen Theilen des Protoplasmas sich finden.

Unregelmässigkeit in der grossen Mehrzahl der Fälle noch dadurch vergrössert wird, dass in der nächsten Umgebung desselben weitere Paramylonkörner an den Fortsätzen des Chromatophors sich ausbilden und so die Menge der angehäuften Körner vermehren (vgl. meine früheren Angaben l. c. p. 157—158). Dennoch lässt sich durch die angegebenen Untersuchungsmethoden stets zweifellos feststellen, dass die Mitte des Körnerhaufens von dem Mittelstück des Chromatophors eingenommen wird, der freien Aussenfläche desselben aber zahlreiche Paramylonkörner unmittelbar angelagert sind und in mehr oder weniger regelmässiger hohlkugeliger Anordnung sich gruppieren.

Für *E. viridis* muss ich somit den gegentheiligen Angaben von Klebs gegenüber meine frühere Darstellung vollkommen aufrecht erhalten. —

Anders dagegen ist es mit meinen früheren Angaben über *E. oxyuris*. Ich hatte dieser Spezies zwei (oder mehr) sternförmige Chromatophoren von ganz analoger Gestaltung wie bei *E. viridis* zugeschrieben und dementsprechend auch ebenso viele hohlkugelige Schichten von Paramylonkörnern, die ich wegen gewisser Aehnlichkeiten mit den Amylumheerden der grünen Algen als Pseudo-Amylumheerde bezeichnete. Diese Pseudo-Amylumheerde würden (vgl. l. c. p. 158) zwar auch zuweilen wie bei *E. viridis* durch reichliche Anhäufung von Paramylonkörnern in den übrigen Theilen der Zelle „sehr undeutlich und schwierig erkennbar“, dagegen träten sie in körnerarmen Zellen „gewöhnlich sehr deutlich hervor“, „auch wenn die Körnchen der Paramylonschicht nur wenig regelmässig angeordnet“ seien. Als solche deutlich hervortretende hohlkugelige Schichten von dicht zusammengedrängten Paramylonkörnern deutete ich auch die einzelnen „grossen Paramylonkörner“ mit weiter „Centralhöhle“, die Stein (Organismus der Infusionsthiere III. Abth. 1. Hälfte. Taf. 20. Fig. 4) für *E. oxyuris* abgebildet hatte, und die nach seiner Angabe mit der Zeit in kleinere Paramylonkörner (wie es seine Figur 5 zeigt) zerfallen sollten.

Ganz anders sind nun nach Klebs (l. c. p. 40, 75—76) in Wirklichkeit die Paramylonmassen von *E. oxyuris* gestaltet. Ja „ein einfaches Zerdrücken“ der *E. oxyuris* genügt, um „nachzuweisen, dass jedes“ der grossen Paramylonkörner, welche Stein abgebildet



hatte, „ein isolirtes grosses zusammenhängendes Korn darstellt, keine Herde kleinerer Körnchen“.

Diese Angaben von Klebs über das Paramylon von *E. oxyuris* dürften wohl zweifellos dem thatsächlichen Verhalten entsprechen; denn, wie schon oben hervorgehoben ward, es hat mir damals eine ganz andere Spezies vorgelegen, die ich (freilich mit Unrecht) als *E. oxyuris* bestimmte, weil ich sie unter den Abbildungen des Stein'schen Werkes mit keiner anderen Form auch nur annähernd identificiren konnte. Diese Spezies ist, wie sich nachträglich herausgestellt hat, identisch mit *E. geniculata* Duj. Und für diese *E. geniculata* halte ich nun die sämtlichen Angaben, die ich früher über die Paramylonkörner von *E. oxyuris* gemacht habe, vollständig aufrecht.

Die Paramylonkörner der *E. geniculata* erscheinen in körnerarmen Zellen in hohlkugeligen Schichten rings um die Mittelstücke der sternförmigen Chromatophoren angeordnet. Später nimmt die Zahl der Paramylonkörner mehr und mehr zu, indem sich längs der Aussenfläche der bandförmigen Fortsätze jener Chromatophoren immer neue Körner ausbilden. Und schliesslich werden diese letzteren Körner (ob auch die Körner jener Pseudo-Amylumherde, ist mir zweifelhaft geblieben) von ihrer Bildungsstätte abgelöst und in den verschiedensten Abschnitten der ganzen Zelle vertheilt, die nicht selten zuletzt ganz von Paramylonkörnern vollgepfropft erscheint. — Alles dies ist in verhältnissmässig körnerarmen Zellen gewöhnlich schon im lebenden Zustande sehr deutlich zu erkennen, viel deutlicher als bei *E. viridis*. Die vergleichende Untersuchung gehärteten Materials in Glycerin und in ätherischem Oele aber lässt auch bei körnerreichen Individuen an der geschilderten Anordnung der Paramylonkörner gar keinen Zweifel übrig.

Die gesammte Menge der Paramylonkörner von *E. viridis* und *E. geniculata* setzt sich somit aus zweierlei Körnern zusammen, einerseits aus Körnern, welche längs der Oberfläche des pyrenoidhaltigen Mittelstückes, andererseits aus Körnern, welche längs der Aussenfläche der bandförmigen Fortsätze der sternförmigen Chromatophoren ausgebildet werden.

In gleicher Weise findet man nun auch bei *E. granulata*

zweierlei Paramylonkörner entwickelt. Einerseits nämlich werden längs der Aussenfläche der pyrenoidhaltigen Abschnitte der Chromatophoren eigenthümlich geformte, uhrglasförmig gebogene Paramylonscheibchen angelegt; andererseits entstehen an den Randlappen der scheibenförmigen Chromatophoren, der Oberfläche derselben anliegend, kleinere, ovale bis längliche Paramylonkörner in wechselnder Anzahl. Von diesen stimmen die letzteren in ihrer Ausbildung ganz mit den kleinen ovalen bis länglichen Paramylonkörnern, die an den Fortsätzen der Chromatophoren von *E. viridis* und *E. geniculata* ausgebildet werden, überein; die ersteren aber erscheinen beim ersten Anblick als ganz eigenartige Gebilde. Bei näherer Ueberlegung jedoch erklärt sich die Eigenart dieser Bildungen in sehr einfacher Weise. Bei den sternförmigen Chromatophoren von *E. viridis* und *geniculata* strahlen von dem Mittelstück nach allen Seiten die bandförmigen Fortsätze aus, zwischen denselben bleiben nur kleinere Abschnitte der Aussenfläche dieses Mittelstückes als Ansatzflächen für die Körner der Pseudo-Amylumheerde oder (wie sie im Folgenden genannt sein mögen) Paramylonheerde<sup>1)</sup> übrig; diese Körner können deshalb auch nur von geringerer Grösse sein. Bei den scheibenförmigen Chromatophoren von *E. granulata* aber gewährt die fast halbkugelig vorspringende Oberfläche des verdickten pyrenoidhaltigen Abschnittes des Chromatophors einen weit grösseren zusammenhängenden freien Raum und ermöglicht so die Ausbildung ziemlich grosser, der Insertionsfläche entsprechend gebogener scheibenförmiger

1) In meiner Abhandlung über die Chromatophoren der Algen hatte ich die „Körnerhaufen“ von *E. viridis* und *geniculata* (ebenso wie die analogen Bildungen der Nematocysten) wegen gewisser Analogien mit den Amylumheerden der grünen Algen als „Pseudo-Amylumheerde“ bezeichnet (p. 157). Klebs citirt in seiner Abhandlung diese meine Bezeichnung überall als „Pseudo-Paramylonheerde“, einen Ausdruck, den ich selbst nirgends gebraucht habe.

Für die betreffenden Bildungen verwende ich jetzt im Hinblick auf die ähnlichen, doch keineswegs vollständig übereinstimmend gebauten Amylumheerde der grünen Algen den Namen „Paramylonheerde“ (nicht „Paramylonherde“!). Allerdings hatte Klebs (l. c. ff. 35) dafür bereits die Bezeichnung „Paramylonkern“ eingeführt. Allein schon der Gleichklang der Wörter „Paramylonkern“ und „Paramylonkorn“ dürfte doch wohl von der Verwendung dieses Ausdrucks „Paramylonkern“ abzuweichen, zumal ja auch der entsprechende Ausdruck „Amylumkern“ wegen des analogen Gleichklangs mit „Amylumkorn“ neuerdings mehr und mehr aufgegeben wird.

**Paramylonkörner.** Ein Paar dieser grossen uhrglasförmig gebogenen Paramylonscheiben entspricht somit einem einzelnen Paramylonboorde von *E. viridis* und *E. geniculata*.

Von diesen Paramylonmassen findet man nun die kleineren vereinzelt Körner sowohl bei *E. viridis* und *E. geniculata*, als auch bei *E. granulata* einerseits der Oberfläche der Chromatophoren fest und unmittelbar anhaftend, andererseits frei im farblosen Portoplasma der Zelle vertheilt und in sämtliche Abschnitte derselben umhergetragen. Das legt die Vermuthung nahe, dass diese Paramylonkörner (ebenso wie die Körner der Florideen- und Phäophyceen-Stärke), die „stets nur ausserhalb der Chromatophoren im Protoplasma selbst und zwar stets nur in denjenigen Theilen des Protoplasmas, welche den Chromatophoren unmittelbar angrenzen“, entstehen, „ihr ferneres Dickenwachsthum bald ebenfalls in unmittelbarer Nähe der Chromatophoren, bald auch, wie es scheint, in entlegeneren Theilen des Protoplasmas“ durchlaufen, dass in beiden Fällen aber ihre Substanz „durch Umwandlung des Protoplasmas selbst“ entstehe. Diese Annahme hatte ich in meiner Abhandlung über die Chromatophoren der Algen wirklich gemacht (p. 157, 159–160), dabei aber ausdrücklich hervorgehoben, dass die Paramylonkörner trotz ihrer Entstehung aus dem Protoplasma der Zelle doch „in ihrer ersten Entstehung“ „von den Chromatophoren abhängig“ seien. Klebs ist in seiner Abhandlung über die Euglenen noch weiter gegangen und behauptet geradezu (l. c. p. 41–42): „so viel lässt sich sicher sagen, dass die Paramylonkörner im Cytoplasma entstehen, nicht, wie die Stärkekörner, in direkter Abhängigkeit der Chlorophyllträger resp. Stärkebildner Schimper's.“

Trotz der Sicherheit, welche diese letztere Behauptung für sich in Anspruch nimmt, muss ich nun zunächst daran festhalten, dass die Paramylonkörner der in Rede stehenden Euglenen stets „in direkter Abhängigkeit der Chlorophyllträger“ entstehen, oder, wie ich früher sagte (l. c. p. 159), „in ihrer ersten Entstehung“ „von den Chromatophoren abhängig“ sind. Bei denjenigen Paramylonkörnern, welche dem pyrenoidhaltigen Mittelstück der Chromatophoren ausser anliegen, kann dies gar keinem Zweifel unterliegen; und für diese giebt auch Klebs (l. c. p. 42) zu, dass dieselben mit den



Chlorophyllträgern „zusammenhängen“, „wenn sie auch ausserhalb derselben liegen“. Allein auch für die sämtlichen Einzelkörner des Paramylons (wie sie zum Unterschiede von jenen Körnern der Paramylonheerde genannt werden mögen) lässt sich leicht feststellen, dass ihre jüngsten Entwicklungsstadien stets der Oberfläche der Chromatophoren anliegen, niemals frei im farblosen Protoplasma des Zellinneren zu finden sind. Daraus aber folgt, dass auch diese Einzelkörner des Paramylons stets nur „in direkter Abhängigkeit der Chlorophyllträger“ entstehen, „in ihrer ersten Entstehung“ stets „von den Chromatophoren abhängig“ sind. —

Diese jüngsten Stadien der Paramylonkörner liegen, wie gesagt, stets der Oberfläche der Chromatophoren aussen an, sind niemals im Inneren derselben eingeschlossen. Sie sind damit allerdings dem farblosen Protoplasma, welches die Chromatophoren umschliesst, eingebettet. Allein diese Thatsache allein vermag über den Ursprung der Paramylonkörner noch durchaus nichts zu entscheiden. Diese Paramylonkörner können ebensowohl, wie ich früher annahm, unter der Einwirkung der Chromatophoren aus dem Protoplasma selbst durch Umwandlung der Substanz desselben entstehen, als auch von den Chromatophoren durch lokale Umwandlung der Substanz der oberflächlichsten Abschnitte derselben gebildet werden. Weder für die eine, noch für die andere dieser beiden Möglichkeiten ist ein entscheidendes Moment in den genannten Thatsachen allein gegeben.

Ferner bleiben die Körner der Paramylonheerde auch während ihres späteren Dickenwachstums dem pyrenoidhaltigen Mittelstück des Chromatophors stets unmittelbar angelagert. Nur zum Verbräuche dürften sie vielleicht von diesem ihrem Ursprungsorte entfernt und nach anderen Abschnitten der Zelle hingeführt werden; doch habe ich selbst solche abgelösten Körner der Paramylonheerde bisher niemals sicher nachzuweisen vermocht. Dagegen findet man ältere Stadien der Einzelkörner sehr vielfach theils der Oberfläche der Chromatophoren unmittelbar anhaftend, theils in den verschiedensten Abschnitten der Zelle im farblosen Protoplasma vertheilt. Aus diesen Thatsachen kann man nun für das allmähliche Dickenwachstum der Paramylonkörner entweder die Annahme herleiten, die ich früher daraus zog, dass nämlich diese Paramylonkörner ihr „Dickenwachstum bald in unmittelbarer Nähe der Chromatophoren,



bald in entlegeneren Theilen des Protoplasmas“ durchlaufen. Man kann aber auch jene Thatsachen mit der allmählichen Vergrösserung der Paramylonkörner in der Weise in Zusammenhang bringen, dass man annimmt, jene Paramylonkörner nähmen nur so lange, als sie der Oberfläche der Chromatophoren direkt anliegen, an Grösse zu, könnten aber in den allerverschiedensten Stadien des Wachstums von der Oberfläche der Chromatophoren abgelöst und im farblosen Protoplasma umhergeführt werden, ohne sich hier weiter zu verdicken oder zu vergrössern.

So lassen sich also die gesammten Thatsachen, die aus der Entwicklung der Paramylonkörner bisher zur Sprache gelangt sind, sowohl mit der Annahme vereinigen, dass diese Paramylonkörner, die unzweifelhaft bei ihrer ersten Entstehung von den Chromatophoren abhängig sind, direkt aus dem farblosen Protoplasma durch Umwandlung der Substanz desselben entstehen, als auch mit der anderen Annahme, dass diese Paramylonkörner stets nur durch Umwandlung von Substanz der Chromatophoren angelegt und vergrössert werden. Es fragt sich, ob nicht andere Thatsachen beizubringen sind, welche für die eine oder die andere dieser beiden gleich möglichen Annahmen eine grössere Wahrscheinlichkeit, wenn nicht Sicherheit ergeben. —

Grosse Analogie mit der Entstehung der vorliegenden Paramylonkörner weisen die Amylumkörner mancher Phanerogamen auf, die ebenfalls an der äusseren Oberfläche der stärkebildenden Chromatophoren angelegt und ausgebildet werden.<sup>1)</sup> Dass dabei diese Stärkekörner hier auf Kosten des Chromatophors ausgebildet werden, das folgert man (abgesehen von der Analogie anderer Amylumkörner, die im Inneren von Chromatophoren und damit unzweifelhaft auf Kosten derselben angelegt und verdickt werden) einerseits aus der Art des Zusammenhangs von Stärkekorn und Chromatophor, andererseits aus der Art des Dickenwachstums der Stärkekörner.

1) Vergl. Schimper, Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner. Bot. Ztg. 1880. p. 882, 887. — Allerdings spricht sich Schimper an der citirten Stelle nicht ganz bestimmt über die oberflächliche Lagerung der Stärkekörner aus, indem er z. B. p. 882 sagt: „Manchmal scheinen sie übrigens von Anfang an ganz oberflächlich zu liegen“; allein, wie ich aus mündlicher Mittheilung von Schimper erfahre, hat derselbe sich seitdem von der oberflächlichen Lagerung dieser Stärkekörner aufs Bestimmteste überzeugt.

Versucht man, für den vorliegenden Fall der Paramylonkörner die analogen Beweismomente ausfindig zu machen, so erscheinen zunächst die Körner der Paramylonheerde den Chromatophoren unmittelbar anliegend, ja meist deutlich durch die Gestaltung der Oberfläche des Chromatophors in ihrer eigenen Gestaltung beeinflusst. Die Paramylon-Schalen der Pyrenoide von *E. granulata* sind uhrglasförmig gebogen, der convexen Wölbung des pyrenoidhaltigen Mittelstückes der Chromatophoren entsprechend, und liegen der Oberfläche desselben in der ganzen Ausdehnung ihrer concaven Seite unmittelbar an, ohne dass irgend eine Substanz zwischengelagert wäre.<sup>1)</sup> Das Gleiche gilt von den Körnern der Paramylonheerde von *E. viridis* und *geniculata*, wenn auch bei der geringen Grösse dieser Körner die Krümmung der Berührungsfläche weniger deutlich ins Auge zu fallen pflegt wie bei den Paramylon-Schalen von *E. granulata*. — Von den Einzelkörnern findet man die jüngsten Stadien ebenfalls (am deutlichsten bei *E. viridis* an Präparaten, die in ätherischem Oele liegen) als kleine flache Scheibchen der Oberfläche der Chromatophoren unmittelbar angelehnt ohne Zwischenschaltung irgend einer anderen Substanz; und ebendasselbe ist auch bei vielen älteren Stadien dieser Körner der Fall. Allein bei diesen Einzelkörnern tritt die unmittelbare Berührung von Chromatophor und Paramylonkorn weniger deutlich hervor als bei den Körnern der Paramylonheerde, weil hier eine auffallende conforme Krümmung der Berührungsfläche nicht vorhanden ist, vielmehr die scheibenförmigen Paramylonkörner einfach mit der flachen Seite der flachen Oberfläche des Chromatophors sich anlehnen.

Allen diesen Thatsachen zufolge erscheint somit der lokale Zusammenhang von Chromatophor und Paramylonkorn durchaus der Art, wie es der Analogie der erwähnten Amylumkörner entspricht, kann daher sehr wohl auf einem genetischen Zusammenhange der beiderlei Gebilde beruhen. Doch schliesst die Form dieses lokalen

---

1) Nach Klebs (p. 36) soll allerdings, wie schon oben (p. 19, 21) erwähnt, die Paramylonschale „nicht ganz direkt auf dem Pyrenoid“ liegen, sondern „ein hell durchschimmernder Zwischenraum“ zwischen beiden vorhanden sein. Ich habe aber weder bei *E. granulata* noch bei den übrigen analogen Arten, von denen noch weiter die Rede sein wird, von einem Zwischenraum zwischen Paramylonschale und Chromatophor irgend etwas beobachtet.



Zusammenhangs immer noch nicht die Möglichkeit aus, dass gleichwohl die Paramylonkörner längs der Oberfläche der Chromatophoren aus dem farblosen Protoplasma heraus gebildet und vergrößert würden. Es fragt sich, ob nicht aus der Art und Weise der Vergrößerung der Paramylonkörner entscheidendere Momente sich entnehmen lassen.

Diese Vergrößerung der Paramylonkörner lässt sich am leichtesten verfolgen an den uhrglasförmig gebogenen Paramylonschalen von *E. granulata*. Diese erscheinen zuerst als ganz dünne gebogene Scheiben, welche, in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmässig dick, die ganze gewölbte Oberfläche der pyrenoidhaltigen Verdickung der Chromatophoren-Mitte bedecken. Späterhin nehmen sie mehr und mehr an Dicke zu. Dabei aber pflegt vielfach der Rand dieser gebogenen Paramylonscheiben etwas stärker sich zu verdicken als die Mitte, namentlich an denjenigen Paramylonschalen, welche auf der Aussenseite des Chromatophors gelegen sind und mit ihrem Rande an die auswärts gekrümmten Randlappen des letzteren anstossen (Taf. I. Fig. 21). Bei stärkerem Dickenwachsthum der Paramylonschalen biegen sich diese Randlappen auch wohl dicht über die Aussenfläche der Paramylonschale hin und schlagen über derselben zusammen, sodass dann diese dickeren Schalen sowohl an ihrer Innenseite als auch an ihrer Aussenseite dem Chromatophor unmittelbar anliegen (Taf. I. Fig. 21b). Es kann alsdann die Dicke dieser uhrglasförmig gebogenen Paramylonkörner schliesslich eine ziemlich beträchtliche werden, während die Breite der Scheibe stets fast unverändert bleibt.

In ähnlicher Weise verläuft das Wachsthum der einzelnen Körner in den Paramylonheerden von *E. viridis*. Diese Körner erscheinen zunächst als ganz dünne ovale Scheibchen, welche, der Aussenfläche des Chromatophoren-Mittelstücks entsprechend, entweder ganz flach oder ein wenig gebogen sind. Diese Scheibchen nehmen bald an Dicke zu, während eine weitere Ausdehnung derselben in die Fläche durch den Widerstand, den der Seitenrand der Scheibchen an den anstossenden Basaltheilen der Chromatophoren-Fortsätze findet, gehindert ist. Bei jenem Dickenwachsthum der Paramylon-Scheibchen aber erscheint auch hier die Randzone meist etwas begünstigt gegenüber der Mitte.

Die Einzelkörner des Paramylons entstehen sowohl bei *E. granulata*, als auch bei *E. viridis* in Gestalt kleiner dünner Scheibchen von ovalem bis länglichem Umriss. Allmählich wächst die Dicke dieser Scheibe. Gleichzeitig aber nehmen dieselben auch in der Flächenausdehnung mehr und mehr zu; und so können schliesslich ziemlich grosse Paramylonkörner entstehen, die an Grösse die jüngsten Scheibchen sehr wesentlich übertreffen. Die Form dieser älteren grösseren Paramylonkörner aber unterscheidet sich meist nur wenig von derjenigen der jüngsten Körner. Es stellen dieselben allgemein ovale bis längliche linsenförmige Körper oder, wie es Stein (l. c. Taf. 20, Fig. 5 Figuren-Erklärung) für eine andere Spezies der Euglenen sehr treffend bezeichnet hat, seifenstückartige Körper dar, bei denen zuweilen der Rand etwas stärker verdickt ist als die Mitte.

Ob nun aber diese Vergrösserung der verschiedenen Formen der Paramylonkörner durch Apposition neuer Substanz erfolge, oder in welcher Weise sonst, das ist durch direkte Beobachtung nicht sicher zu bestimmen<sup>1)</sup>. — Allein auch die feinere Struktur der Körner, die bei den Amylumkörnern entscheidende Momente für die Beantwortung dieser Frage an die Hand giebt, vermag hier nicht, eine bestimmte Entscheidung zu ermöglichen.

An den unveränderten Paramylonkörnern lebender Zellen oder (mittelst Jodwasser) gehärteten Materiales ist von einer feineren Struktur dieser Körner fast gar nichts zu entdecken. Nur in der Flächenansicht der grösseren linsenförmigen Einzelkörner tritt durch stärkere Lichtbrechung deutlich eine grössere Dichte der Randzone hervor, und zugleich erweist sich die Mitte durch viel geringere Lichtbrechung als den am wenigsten dichten Theil des ganzen Kornes. In der Seitenansicht des Kornes vermochte ich von einer inneren Differenzirung der Masse nichts bestimmtes zu unterscheiden.

Lässt man auf diese Einzelkörner verdünnte Schwefelsäure einwirken, so tritt eine concentrische Streifung der Flächenansicht hervor. Der Raum zwischen jener lockeren Mitte und der dichten Randzone des

1) Allerdings heisst es bei Klebs (l. c. p. 42) ganz einfach: „Bei dem Uebergange der *Euglena velata* in den Dauerzustand lagert sich auf der Innenseite der Paramylonschale, die dem Pyrenoid aufliegt, neue Paramylonsubstanz zwischen beide.“ Allein, wie diese Thatsache festzustellen sei, darüber fehlt leider alle und jede Auskunft.



Kornes lässt eine Anzahl feiner concentrischer Streifen unterscheiden; doch fand ich diese Streifen stets nur sehr undeutlich und sehr schwierig zu erkennen<sup>1)</sup>. — Wendet man dagegen zum Aufquellen dieser Körner Kalilauge an, so verquellen sehr bald die Körner vollständig. Allein dieses Verquellen erfolgt stets in bestimmter, sehr charakteristischer Weise. Zuerst verquillt an der einen abgeflachten Seite des seifenstückartigen Kornes die Mitte, die auch schon in der Flächenansicht des unverletzten Kornes als der am wenigsten dichte Abschnitt des Kornes erschien. Dadurch erhält das ganze Korn ungefähr uhrglasförmige Gestalt. Weiterhin vertieft und erweitert sich die gebildete Einbuchtung mehr und mehr, indem immer mehr der nächstangrenzenden Paramylon-Substanz verquillt. Das ganze Korn erhält dadurch bald napfförmige Gestalt. Der Boden dieses Napfes wird dann rasch immer dünner, während der Rand desselben nur langsam auf der Innenseite abschmilzt. Dann ist das Verquellen der Mitte des ganzen Kornes bis zur entgegengesetzten flachen Seite vorgeschritten, und nun verquillt der zuletzt ziemlich dünne Boden des Napfes rasch vollständig, es bleibt nur der dichte Rand des ursprünglichen Kornes als zunächst ziemlich dicker Ringreif zurück. Dieser Ring aber schmilzt weiterhin ebenfalls immer mehr von innen heraus weg; bald erscheint er auf die äusserste Randschicht des ursprünglichen Kornes beschränkt; und zuletzt verquillt auch diese, nachdem sie sich zuweilen vorher noch in mehrere ganz dünne Reifen gespalten hat.

1) In meiner Abhandlung über die Chromatophoren der Algen (p. 156) hatte ich die Paramylonkörner von *E. viridis* und *E. geniculata* (resp., wie ich damals irrthümlicher Weise sagte, *E. oxyuris*) beschrieben als ovale bis schmal längliche, stark abgeflachte Körner „ohne erkennbare Schichtung, doch mit deutlich geringerer Dichte der Substanz in der Mitte des Kornes.“ Nach Klebs (l. c. p. 41) aber sollen sämtliche Paramylonkörner der Englenen eine „concentrische Schichtung“ besitzen. Diese Schichtung ist „bei den grossen, abgeflacht cylindrischen oder scheibenförmigen Körnern“ „ohne Anwendung von Reagentien sichtbar“; bei der Anwendung quellender Reagentien aber tritt diese Schichtung „in den allermeisten Körnern, selbst den kleinen, sichtbar“ hervor.

Trotz wiederholter Bemühungen vermag ich jedoch auch jetzt an den Einzelkörnern von *E. viridis* und *E. granulata* keine weiteren Schichtungen sichtbar zu machen als die oben genannten, von denen die erwähnte concentrische Schichtung der Flächenansicht mir stets so undeutlich erschienen ist, dass ich sie kaum der Erwähnung werth halten möchte.

In ganz analoger Weise vollzieht sich auch die Auflösung der seifenstückartigen Einzelkörner des Paramylons im Inneren der lebenden Zelle selbst. In körnerreichem Materiale von *E. granulata*, das ich acht Tage lang im Dunkeln kultivirt hatte, fand ich zum Theil alles Paramylon aufgelöst, zum Theil aber die Zellen noch mit einer mehr oder minder grossen Anzahl theils intakter, theils halb aufgelöster Paramylonkörner erfüllt. Die letzteren zeigten die verschiedensten Stadien der Auflösung in ganz analoger Weise, wie sie durch Aufquellen mittelst Kalilauge gewonnen werden. Namentlich aber waren darunter die einfachen, dickeren oder dünneren Ringreife aufs deutlichste als derartige Auflösungsstadien zu erkennen und in grosser Anzahl nachzuweisen. — Dieser Fall unzweifelhafter Auflösung der Paramylonkörner im Inneren der lebenden Zelle aber bot mir zugleich nähere Aufklärung über ähnliche Paramylonringe, die ich auch sonst zuweilen im farblosen Protoplasma von *E. granulata* und *E. viridis* beobachtet hatte. Diese Ringe entsprechen überall den Auflösungsstadien von Paramylonkörnern, die im farblosen Protoplasma der Zelle zum Verbrauch herangezogen werden, stellen aber nicht, wie man wohl nach Analogie der später zu besprechenden Euglenaceen annehmen könnte, jugendliche Stadien neuer Paramylonkörner dar.

Diese eben beschriebene eigenthümliche Art und Weise des Verquellens der seifenstückartigen Körner erlaubt nun ganz bestimmte Schlüsse betreffs der inneren Differenzirung des einzelnen Kornes. Offenbar sind es ja die weichsten Abschnitte des Kornes, welche zuerst verquellen, während die dichtesten am längsten dem Quellungs-mittel widerstehen. Darnach erweist sich die Mitte der einen abgeflachten Seitenfläche des Kornes als der am wenigsten dichte Abschnitt; von da nimmt gegen den äusseren Rand hin und zugleich auch gegen die entgegengesetzte Seitenfläche des Kornes hin die Dichte der Substanz mehr und mehr zu; am dichtesten aber erscheint die äusserste Randzone selbst.

Mit dieser Schlussfolgerung ist das geschilderte optische Verhalten der einzelnen Abschnitte des unveränderten Kornes durchaus im Einklang. In der Flächenansicht erschien ja die Randzone am dichtesten, die Mitte am wenigsten dicht. Aus der Art und Weise jenes Verquellens des einzelnen Kornes aber ergibt sich, dass durch



dieses optische Verhalten nicht eine regelmässig centrische, sondern eine vollständig einseitige Differenzirung der Substanz zum Ausdruck gelangt. Und ebenso wird durch die Art und Weise dieses Verquellens dargethan, dass die nur wenig deutliche, concentrische Schichtung, welche sich durch verdünnte Schwefelsäure an dem unveränderten Einzelkorne hervorrufen lässt, nicht auf einer Differenzirung regelmässig concentrischer hohlkugeliger Schichten beruht, sondern auf einer ungleichmässigen Ausbildung der Substanz, welche von der Mitte der einen abgeflachten Seitenfläche gegen die Peripherie hin successive fortschreitet.

Dieser Verlauf des Aufquellens erinnert ferner sehr lebhaft an die bekannte Thatsache, dass vielfach bei den Amylumkörnern der Phanerogamen, die ja durch successive Apposition neuer Substanzschichten in die Dicke wachsen, das Aufquellen entsprechend dem Alter der einzelnen Theile des Kornes erfolgt, sodass die ältesten Abschnitte zuerst, die jüngsten, zuletzt gebildeten Verdickungsschichten zuletzt verquellen. Wäre bei den vorliegenden Paramylonkörnern dasselbe der Fall, so würde durch den geschilderten Verlauf des Aufquellens gezeigt, dass die zuerst aufquellende Mitte der einen abgeflachten Seite den ältesten Theil des ganzen Kornes, die ursprüngliche Anlage desselben, darstellt, dass an diese successive neue Schichten von ungefähr uhrglasförmiger Gestalt einseitig angelagert worden sind, und dass in dieser Weise das ganze Korn durch Appositions-Wachsthum sich verdickt hat.

Allein bisher liegt noch keine Berechtigung vor, jene Analogie der Amylumkörner direkt auf die vorliegenden Paramylonkörner zu übertragen und hier die Annahme zu machen, dass jenes Verquellen der Paramylonkörner dem Alter der einzelnen Theile entsprechend erfolge. Diese Annahme würde ja gerade ein verschiedenes Alter der einzelnen Theile des Paramylonkorns und damit ein Appositions-Wachsthum des ganzen Kornes voraussetzen, was hier eben in Frage steht. Ein solches Appositions-Wachsthum aber ist aus den sämtlichen mitgetheilten Thatsachen der Entwicklung und der inneren Struktur dieser Paramylonkörner noch nicht zu beweisen, ebensowenig wie irgend eine andere Wachstumsweise daraus bewiesen werden kann.

Somit ist also die Art und Weise der Verdickung der Paramy-

lonkörner weder durch die direkte Beobachtung des Dickenwachstums, noch durch die Untersuchung der inneren Struktur der besprochenen Körner genauer festzustellen. Und damit erweist sich dann auch das zweite der oben genannten Momente für die Entscheidung der vorliegenden Frage unbrauchbar. Weder aus der Art des Zusammenhangs von Paramylonkorn und Chromatophor, noch aus der Art des Dickenwachstums der Paramylonkörner lässt sich für die Entstehung der Paramylonkörner ein entscheidendes Moment entnehmen. Die vorliegenden Thatfachen lassen sich sämtlich sowohl mit der früheren Annahme vereinigen, dass die Paramylonkörner direkt aus dem farblosen Protoplasma der Zelle (durch Umwandlung der Substanz desselben) entstehen, als auch mit der anderen Annahme, dass diese Paramylonkörner stets nur von den Chromatophoren (durch Umwandlung ihrer Substanz) angelegt und ausgebildet werden.

Da bleibt denn als entscheidendes Moment nur allein die Analogie der Amylumkörner, die ja in chemischer Beziehung den Paramylonkörnern sehr nahe stehen, übrig. Bei diesen lässt sich der direkte Nachweis führen, dass dieselben von den Chromatophoren angelegt und durch successive Apposition neuer Substanzschichten vergrößert werden. Da nun, wie eben gezeigt ward, bei den vorliegenden Paramylonkörnern die sämtlichen beobachteten Thatfachen mit der Annahme einer analogen Entwicklungsweise durchaus im Einklang sind, so dürfte die genannte Analogie der Amylumkörner wohl als ein hinreichend entscheidendes Moment erscheinen, um diese Annahme als die wahrscheinlichste hinzustellen, unter den vorliegenden Hypothesen die Wahl auf diese zu lenken.

Aus diesem Grunde glaube ich in der That die genannte Hypothese vorziehen zu sollen und möchte mich deshalb nunmehr<sup>1)</sup>

1) Ich will nicht unterlassen, hier ausdrücklich noch hervorzuheben, dass ich dieselbe Anschauungsweise, die ich hier für die Paramylonkörner der Euglenen entwickelt habe, nunmehr in gleicher Weise auch auf die Körner der Florideen- und Phäophyceen-Stärke übertragen möchte. Die Thatfachen, die ich betreffs der Vertheilung dieser Körner im Inneren der Zelle in meiner Abhandlung über die Chromatophoren der Algen (p. 151 ff.) zusammengestellt habe, lassen allerdings die Deutung, die ich denselben damals gegeben habe, vollkommen zu. Allein sie gestatten ebenso gut auch die andere Deutung, die der hier vorgetragenen Anschauungsweise entspricht. Ein entscheidendes Moment für diese oder für jene Auffassung vermag ich bisher in den Thatfachen selbst, soweit sie mir für die



dahin entscheiden, dass die Paramylonkörner stets von den Chromatophoren (auf Kosten ihrer Substanz) angelegt und durch successive Apposition neuer Schichten verdickt werden, dass die frei im farblosen Protoplasma umhertreibenden Körner aber zur Zeit einer weiteren Dickenzunahme nicht mehr unterliegen.

Weniger eingehend als bei den eben ausführlicher besprochenen beiden Arten habe ich die Ausbildung der Paramylonkörner bei den meisten übrigen untersuchten Euglenaceen, deren Chromatophoren analog wie bei *E. granulata* gelappte Scheiben mit beschaltem mittlerem Pyrenoide darstellen, verfolgt. Doch kann ich speziell für *E. obtusa* ausdrücklich hervorheben, dass bei dieser Spezies die Paramylonkörner in allen wesentlichen Punkten sich ebenso verhalten wie die Paramylonkörner von *E. granulata*. Das Gleiche fand ich, soweit ich die Ausbildung des Paramylons näher ins Auge fasste, auch bei *E. gracilis* Klebs, *pisciformis* Klebs und *oblonga*. —

Bei *E. pyrum* Ehb. entwickelt sich nur auf der Aussenseite des Pyrenoids (das, wie oben erwähnt, in der Mitte des einzelnen Chromatophors nur nach auswärts eine Anschwellung des letzteren hervorruft) eine uhrglasförmig gebogene Paramylonscheibe, die, Anfangs überall gleich dick, sehr bald eine sehr viel stärkere Verdickung des Randes aufweist (Taf. I. Fig. 19). Auf der Innenseite des Pyrenoids aber entstehen bei dieser Art längs der Innenfläche des Chromatophors zahlreiche kleine Paramylonkörnchen, und

rothen und braunen Algen vorliegen, nicht aufzufinden. Da glaube ich denn der Analogie der Amylonkörner auch hier eine entscheidende Stimme einräumen zu sollen. Und demgemäss möchte ich jetzt mich dahin aussprechen, dass auch die Körner der Florideen- und Phäophyceen-Stärke, ebenso wie die Körner des Paramylons, längs der Oberfläche der Chromatophoren aus der Substanz dieser letzteren angelegt und ausgebildet werden, während des Umhertreibens inmitten des farblosen Protoplasmas aber nicht weiter an Grösse zunehmen.

Betreffs der Körner der Phäophyceen-Stärke aber sei hier noch einmal (vgl. Chromatophoren der Algen p. 155. Anm. 1) ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, dass dieselben wohl zu unterscheiden sind von den farblosen, leicht löslichen Tröpfchen, welche in den Zellen der braunen Algen so sehr verbreitet sind. Bis in die neueste Zeit haben nur die letzteren Gebilde bei den Autoren Berücksichtigung gefunden, die eigentliche Phäophyceen-Stärke aber ist überall übersehen worden (z. B. auch noch von Berthold, Beiträge zur Morph. u. Phys. d. Meeresalgen [Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. XIII. p. 701]).

ebensolche werden auch an anderen Abschnitten des Chromatophors in mehr oder minder grosser Anzahl angelegt. —

Bei *E. mutabilis* war, wie schon oben erwähnt, das Pyrenoid der Chromatophoren stets beiderseits nackt. Die uhrglasförmig gebogenen Paramylonscheiben der übrigen besprochenen Arten fehlten hier vollständig. Dagegen waren in dem untersuchten Materiale kleine Paramylonkörner längs der inneren Oberfläche der Chromatophoren in sehr grosser Anzahl ausgebildet worden und erfüllten nicht selten, der Mehrzahl nach von der Oberfläche der Chromatophoren abgelöst und fortgeführt, fast die gesamte Ausdehnung des farblosen Protoplasmas mit einer dichtgedrängten Körnermasse, die an der lebenden Zelle jeden Einblick in die Gestaltung des Zellinneren unmöglich machte. —

Ebenso fand ich bei *E. olivacea* die rudimentären Pyrenoide stets nackt. Dafür aber waren längs der Oberfläche der Chromatophoren Einzelkörner in mehr oder minder grosser Anzahl ausgebildet und hatten sich vielfach auch in den verschiedensten Abschnitten des farblosen Protoplasmas vertheilt. In ihrer Gestaltung stimmten sie durchaus mit den Einzelkörnern von *E. viridis* überein. — An lang ausgereckten körnerreichen Individuen war die Hauptmasse der Körner auf den mittleren Abschnitt der Zelle beschränkt, da das vordere Ende der Zelle von der Hauptvakuole, das hintere von dem Zellkern eingenommen war. Dieser „mittlere Körnerhaufen“ bot dann leicht den Anschein eines Paramylonheerdes von *E. viridis* oder *geniculata*; doch vermochte eine etwas genauere Untersuchung stets leicht nachzuweisen, dass dieser „Haufen Paramylonkörner“ in ganz anderer Weise zu Stande kam, als bei den beiden genannten Spezies<sup>1)</sup>. —

In gleicher Weise wie bei den beiden letztgenannten Arten sind auch die Pyrenoide der Chromatophoren von *E. deses* Ehb. stets nackt. Diese Pyrenoide erwiesen sich, wie oben des Näheren geschildert worden ist, in ihrer ganzen Ausdehnung gegenüber den beschalteten Pyrenoiden von *E. granulata* u. s. w. als sehr rudi-

1) Klebs setzt dagegen in seiner Darstellung (l. c. p. 68) diesen Körnerhaufen von *E. olivacea* vollständig gleich dem „Paramylonhaufen“ von *E. viridis*, nur soll bei *E. olivacea* dieser Haufen „häufig mehr im unteren Theile des Körpers“ liegen.

mentäre Bildungen. Es dürfte deshalb wohl auch nur wenig auffallend erscheinen, dass die Chromatophoren, denen diese Pyrenoide eingelagert sind, in ihrem ganzen Verhalten eine grössere Uebereinstimmung aufweisen mit den pyrenoidfreien Chromatophoren von *E. acus*, *tripteris* u. s. w. als mit den pyrenoidhaltigen Chromatophoren von *E. granulata*, *obtusa* u. s. w. In der That schliesst sich denn auch in der Ausbildung des Paramylons *E. deses* weit mehr den ersteren Formen als den letztgenannten an und soll deshalb auch hier erst im Anschluss an diese letzteren Formen eine nähere Besprechung finden.

---

Sämmtliche Euglenen mit pyrenoidfreien scheibenförmigen Chromatophoren unterscheiden sich nun von den bisher besprochenen Arten dadurch, dass ihnen die Paramylonheerde vollständig fehlen. Ihre sämmtlichen Paramylonkörner entsprechen vielmehr den Einzelkörnern jener ersteren Formen. Während aber bei diesen die Grösse der einzelnen Körner, die zwar auch zuweilen innerhalb desselben Individuums nicht unbeträchtlich schwankt, die mannigfaltigsten Uebergänge aufweist, findet bei den meisten Arten mit pyrenoidfreien Chromatophoren constant ein ziemlich Schroffer Grössenunterschied der sämmtlichen Einzelkörner statt. Infolge dieses schroffen Unterschiedes zwischen den grösseren und kleineren Körnern aber fallen die grösseren Einzelkörner, zumal sie vielfach in der Zelle bestimmt lokalisiert sind, zunächst ganz besonders ins Auge und stellen sich auf den ersten Blick als ganz eigenartige Gebilde dar. Allein eine vergleichende Betrachtung der verschiedenen Arten, denen solche grösseren Paramylonkörner eigen sind, zeigt doch vollkommen deutlich, dass dieselben den kleinen Einzelkörnern durchaus analoge Gebilde sind, von diesen sich wesentlich nur durch ihre beträchtlichere Grösse unterscheiden.

---

Als Beispiel für eine derartige Ausbildung des Paramylons sei hier zunächst *Phacusteres* (Taf. I. Fig. 16) etwas eingehender geschildert.

Bei dieser Spezies liegt auf der Innenseite der Zellhaut des fast drehrunden, vorne abgerundeten, am hinteren Ende spitzen Zellkörpers eine Schicht kleiner rundlich-eckiger Chlorophyllscheibchen,



welche mehr oder minder dicht seitlich zusammenschliessen. Zwischen diese Schicht und die Zellhaut lagern sich in wechselnder Anzahl ringförmige Scheibchen aus Paramylon-Substanz ein. Diese Scheibchen vertheilen sich über die ganze Körperoberfläche ziemlich gleichmässig, doch meist so, dass das spitze hintere Körperende frei gelassen wird und auch nur wenige Scheibchen auf die Fläche des abgerundeten Vorderendes zu liegen kommen. Die einzelnen ringförmigen Scheibchen sind an Grösse deutlich unterschieden, auch wechselt die Weite des mittleren Ausschnitts vielfach; stets aber ist die Breite eines einzelnen Scheibchens wesentlich beträchtlicher als die Breite eines einzelnen Chlorophyllscheibchens, und häufig erreicht sogar die Weite des mittleren Ausschnitts die Breite eines einzelnen derartigen Chromatophors. Die einzelnen ringförmigen Scheibchen aber sind bald sehr dünn und schwach lichtbrechend, bald dicker und ziemlich stark glänzend.

Neben diesen grösseren ringförmigen Paramylonscheibchen oder kürzer Paramylonringen, welche stets zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht eingeschaltet sind, fanden sich in zahlreichen Individuen noch kleinere Ringe in mehr oder minder grosser Anzahl auf der Innenseite der Chlorophyllschicht, dieser unmittelbar anliegend, ausgebildet. Diese Ringe zeigten ebenfalls ziemlich wechselnde Grösse, doch blieben sie an Breite stets wesentlich hinter den erstbeschriebenen Ringen zurück. Ihre Breite entsprach an den grössten etwa der Breite eines Chlorophyllscheibchens, während die kleineren kaum die Hälfte dieser Breite erreichten. Auch pflegte hier die Breite des Rahmens allgemein eine geringere zu sein als bei den äusseren Paramylonringen, ja die kleinsten Ringe stellten häufig ganz schmale kleine Reife dar. —

Ueber die Entwicklung dieser beiderlei Ringe liess sich zunächst leicht ermitteln, dass sowohl die inneren als auch die äusseren Ringe Anfangs sehr dünn sind, allmählich aber an Dicke zunehmen. Desgleichen war namentlich an den äusseren Ringen mit Bestimmtheit festzustellen, dass die Breite des Rahmens dieser Ringe allmählich sehr wesentlich zunimmt, während die Weite des mittleren Ausschnitts ziemlich genau constant bleibt oder doch nur um wenig sich verringert. So entstanden aus den dünnen äusseren Ringen, welche allgemein an den Individuen, die ich frisch aus dem Freien



geholt hatte, vorhanden waren, nach kurzer Zeit der Kultur dicke, breite, kreisrunde Scheibchen, die in der Mitte ringförmig durchlöchert waren. —

An diesen dicken kreisrunden Scheibchen war von einer inneren Differenzirung der Substanz ohne Anwendung von Quellungsmitteln nur sehr wenig zu bemerken. Nur äusserst schwach fand ich eine concentrische Schichtung in der Flächenansicht der Scheibchen angedeutet. In der Seitenansicht derselben vermochte ich von einer deutlichen Schichtung gar nichts zu erkennen. — Liess ich Schwefelsäure in allmählich steigender Concentration auf diese Scheibchen einwirken, so ward die concentrische Streifung der Flächenansicht sehr viel deutlicher und trat zuweilen ganz scharf hervor. In der Seitenansicht der Scheibchen aber war ich auch jetzt nicht im Stande, eine bestimmte Schichtung deutlich zu erkennen.

Bei Anwendung von Kalilauge verquellen die Scheibchen ziemlich rasch. Dabei aber erfolgt dieses Verquellen ganz deutlich von der Mitte gegen die Peripherie fortschreitend. An den Scheibchen, die in der unverletzten Zelle noch an ihrer ursprünglichen Stelle zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht erhalten sind, sieht man zunächst auf der Aussenseite die Substanzmasse, welche den mittleren Ring-Ausschnitt umgiebt, verschwinden. Dann schreitet dieser Verquellungsprozess weiter gegen die Innenseite der Scheibchen hin fort und breitet sich zugleich auch auf der Aussenseite gegen die Peripherie der kreisrunden Scheibchen hin aus. Die Einbuchtung, die sich in der Mitte der Aussenseite durch Verquellen der Substanz gebildet hat, nimmt an Tiefe und zugleich an Breite immer mehr zu, bis nur die Randzone des ganzen Scheibchens in Gestalt eines dünnen Ringreifs noch erhalten ist. Dann verquillt auch diese, nachdem sie öfter noch zuvor in mehrere dünne Ringe sich gespalten hat. —

Diese beschriebenen Paramylonringe waren innerhalb der lebenden Zelle an dem Materiale, das frisch aus dem Freien geholt ward, allgemein in der Weise vertheilt, dass sie sämmtlich, mochten sie zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht eingeschaltet oder auf der Innenseite der Chlorophyllschicht vertheilt sein, dieser Chlorophyllschicht flach und unmittelbar anlagen.

Dabei reichten die äusseren Paramylonringe stets über mehrere

Chlorophyllscheibchen hinweg, ohne dass jedoch irgend eine Regelmässigkeit in der Gruppierung der bedeckten Scheibchen zu bemerken gewesen wäre. Zuweilen ward der innere Ausschnitt des Ringes ziemlich genau durch ein einzelnes Chromatophoren-Scheibchen ausgefüllt; viel häufiger aber traf der Ausschnitt auf einen Zwischenraum zwischen mehreren benachbarten Chlorophyllscheibchen, die ihrerseits mehr oder weniger weit unter den Rahmen des Ringes sich ausdehnten. Eine bestimmte Regelmässigkeit in der Gruppierung der bedeckten Scheibchen war eben nirgends aufzufinden. In allen Fällen aber waren diese Ringe einer Mehrzahl von Chlorophyllscheibchen aufgelagert, wenn auch durch diese Ringe die Gruppe der Chlorophyllscheibchen bald mehr, bald weniger vollständig bedeckt ward.

Die Lagerung der inneren Paramylonringe war je nach ihrer Grösse eine etwas verschiedene. Die grösseren derselben waren bald so gelagert, dass sie, über die Lücke zwischen mehreren benachbarten Chromatophoren hinweggreifend, mehreren derartigen Scheibchen mit den verschiedenen Abschnitten des Rahmens angeschmiegt waren, bald so, dass sie ein einzelnes grösseres Chlorophyllscheibchen ganz bedeckten. Die kleineren waren meist in letzterer Weise orientirt. Die kleinsten endlich waren stets nur einzelnen Chlorophyllscheibchen, denen sie an Breite oft wesentlich nachstanden, angeschmiegt (Taf. I. Fig. 18).

Alle diese Paramylonringe aber waren sämmtlich den scheibenförmigen Chromatophoren der Chlorophyllschicht dicht angelagert. Soweit ich feststellen konnte, war auch diese Anlagerung allgemein eine unmittelbare, ohne Zwischenschaltung einer dünnen Schicht farblosen Protoplasmas. Doch war freilich nirgends an den Berührungstellen eine gegenseitige Beeinflussung der Gestalt durch conforme Krümmung der Berührungsflächen zu bemerken; die letzteren erschienen vielmehr allgemein bei Chromatophoren und Paramylonringen nur durch die Gesamtgestalt des Körpers in ihrer Form bestimmt. Und dementsprechend beschränkte sich die unmittelbare Berührung von Paramylonkorn und Chlorophyllscheibchen überall nur auf den flachen mittleren Abschnitt der Berührungsfläche. Daher macht sich denn auch hier bei *Ph. teres* (und ebenso bei den weiterhin zu besprechenden Arten mit pyrenoidfreien scheibenför-

migen Chromatophoren) die unmittelbare Berührung der Paramylonringe und Chlorophyllscheibchen weit weniger leicht bemerkbar als bei den meisten Amylumkörnern der Phanerogamen die unmittelbare Berührung mit den stärkebildenden Chromatophoren. Doch tritt die Vertheilung der sämtlichen Paramylonringe längs der beiden Seiten der Chlorophyllschicht an solchem Materiale, wie das eben beschriebene, stets sehr deutlich und auffallend hervor. —

Nach einiger Zeit der Kultur hatte sich an demselben Materiale die Menge der kleineren und kleinsten Paramylonringe auf der Innenseite der Chlorophyllschicht deutlich vermehrt, eine Anzahl dieser Ringe aber fand sich in dem farblosen Protoplasma der Zellmitte vertheilt. Offenbar waren hier einzelne Ringe von ihrer Ursprungsstelle an der Innenfläche der Chlorophyllschicht abgelöst und in das angrenzende Protoplasma fortgeführt worden. Denn die Annahme einer Entstehung derselben hier an Ort und Stelle wird ja durch die Thatsache, dass in anderen Zellen sämtliche Paramylonringe constant in unmittelbarer Berührung mit der Chlorophyllschicht anzutreffen sind, als durchaus unwahrscheinlich dargethan und dadurch zur Genüge widerlegt. —

Wenn nun somit der constante Zusammenhang der jüngeren und der Mehrzahl der älteren Paramylonringe mit der Chlorophyllschicht eine Entstehung sämtlicher Ringe längs der Oberfläche der Chlorophyllschicht mit ziemlicher Sicherheit beweist, so ist doch aus den mitgetheilten Thatsachen kein entscheidendes Moment zu entnehmen zur genaueren Beantwortung der Frage nach der ersten Anlage und der weiteren Vergrößerung dieser Körner. Alle vorliegenden Thatsachen sind vortrefflich im Einklang mit der Annahme, dass diese Körner von den Chromatophoren der Chlorophyllschicht (auf Kosten ihrer Substanz) angelegt und durch successive Apposition neuer Substanzschichten verdickt werden. Allein ein beweisendes Moment für diese Annahme ist nicht aufzufinden.

Nur allein die Analogie der Amylumkörner kann auch hier, wie oben bei *E. viridis* und *E. granulata*, dafür geltend gemacht werden, dass diese genannte Hypothese als die wahrscheinlichere hinzustellen sei. Aber auch hier möchte ich mich auf Grund dieser Analogie für diese Hypothese entscheiden.

Es würden demgemäss auch hier ebenso wie bei den zuvor be-



sprochenen Euglenaceen die Paramylonkörper sämtlich von den Chromatophoren der Chlorophyllschicht angelegt und durch Apposition neuer Substanzschichten verdickt werden, während des Umhertreibens inmitten des farblosen Protoplasmas aber nicht mehr an Grösse zunehmen. —

Einem solchen Umhertreiben innerhalb des farblosen Protoplasmas waren übrigens, soweit meine Beobachtung reichte, die grösseren, äusseren Paramylonringe niemals ausgesetzt. Dieselben fanden sich vielmehr stets zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht eingeschaltet und der letzteren unmittelbar anliegend, somit an ihrer ursprünglichen Bildungsstätte erhalten. Ob sie jedoch auch hier an Ort und Stelle zum Verbrauche aufgelöst werden oder zu diesem Zwecke doch in das farblose Protoplasma der Zellmitte hin befördert werden (was mir eher wahrscheinlich dünkt), vermochte ich bisher nicht zu entscheiden. —

Hinsichtlich der Entstehung aller dieser Paramylonringe würde somit eine grosse Analogie derselben mit den Paramylonkörnern der früher besprochenen Euglenen obwalten. Allein ein ziemlich wesentlicher Unterschied würde doch vorhanden sein. Bei den früher besprochenen Euglenaceen erzeugt ein einzelnes Chromatophor an seiner Oberfläche ein oder mehrere Paramylonkörner; hier dagegen werden die grösseren Ringe durch gemeinsame Thätigkeit mehrerer benachbarter Chromatophoren geformt. Nur die kleineren Paramylonringe werden von einzelnen Chlorophyllscheibchen erzeugt. Und dabei zeigt sich die Ausbildung kleinerer und grösserer Ringe keineswegs auf verschieden gestaltete Chlorophyllscheibchen lokalisiert; vielmehr scheinen sämtliche Chromatophoren gleichmässig bald für sich allein einzelne kleinere Ringe, bald im Verein mit benachbarten Chromatophoren grössere Ringe erzeugen zu können. Nur allein die Differenzirung macht sich bemerkbar, dass auf der Aussen- seite der Chlorophyllschicht ausschliesslich grössere Ringe in geringerer Anzahl ausgebildet werden, auf der Innenseite dagegen zu- meist kleinere und kleinste Ringe in bald grösserer, bald geringerer Menge entstehen.

Dieses Zusammenwirken mehrerer Chromatophoren zur Ausbildung eines einzelnen Paramylonringes unterscheidet die Ausbildung des Paramylons der vorliegenden Spezies (und ebenso aller übrigen

Spezies mit pyrenoidfreien Chromatophoren) am auffallendsten von den früher besprochenen Arten. Dieses Zusammenwirken aber beginnt bereits bei der ersten Anlage der einzelnen Paramylonringe und dauert während der gesamten Ausbildung derselben unverändert fort. Schon bei der ersten Anlage nämlich erscheinen diese Ringe mit einem zwar sehr dünnen, aber geschlossenen und ringsum gleich breiten Rahmen, an dem ich trotz aller aufgewandten Mühe eine Zusammensetzung aus einzelnen Abschnitten, ein Zusammenwachsen aus einzelnen Stücken, die der Thätigkeit der einzelnen Chromatophoren ihre Bildung verdankten, nicht nachzuweisen im Stande war. Und ebenso erfolgt auch die Vergrößerung der einzelnen Ringe stets allseitig gleichmässig, sodass auch die einzelnen Verdickungsschichten der Ringe nur einer gemeinsamen Thätigkeit der angrenzenden Chromatophoren-Gruppe ihren Ursprung verdanken, nicht aus den isolirten Produkten der einzelnen Chromatophoren zusammengesetzt werden. Dabei aber ist das Resultat dieser gemeinsamen Thätigkeit, der gebildete Paramylonring, in den einzelnen Dimensionen seiner Gestalt niemals weder von der Anzahl, noch von der Gruppierung der anliegenden Chromatophoren abhängig: gleich grosse äussere Paramylonringe findet man oft genug einer sehr verschiedenen Anzahl verschiedenartig gruppirter Chromatophoren aufgelagert. —

An die eben besprochene Spezies *Ph. teres* schliesst sich in der Ausbildung des Paramylons unter den untersuchten Euglenaceen am nächsten *Ph. ovum* (Ehbg.) Klebs<sup>1)</sup> an (Taf. I. Fig. 13—15).

1) Die hier beschriebene Form von *Ph. ovum* (Taf. I. Fig. 13—14) stimmt der Abbildung nach vortrefflich überein mit *Euglena fusiformis* Carter (Ann. and Mag. Nat. Hist. III series. vol. III. 1859. p. 17 und taf. I. fig. 15). Ich stimme jedoch Stein (l. c. p. 146) vollkommen bei, wenn er diese Form nur für „eine unerhebliche Varietät“ von *E. ovum* Ehbg. hält, für welche Art ich hier den Namen, den dieselbe in Klebs' Monographie trägt, vorgezogen habe.

In seiner Beschreibung (l. c. p. 84—85) von *Ph. ovum* erwähnt Klebs über die Ausbildung des Paramylons nur: „Paramylonkörner gross, ringförmig, je eines seitlich von der Hauptvakuole“, und bezeichnet weiterhin noch diese beiden grossen ringförmigen Paramylonkörner als „charakteristisch“. Stein dagegen bildet (l. c. taf. 19. fig. 45—50) in seinen Figuren von *Chloropeltis ovum* Stein (*Euglena ovum* Ehbg.) auch noch andere Gestaltungen des Paramylons ab (vgl. seine Beschreibung l. c. p. 146—147). Darnach erscheinen jene beiden



Bei dieser Spezies finden sich nämlich ebenfalls grössere Paramylonringe zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht eingeschaltet. Doch werden diese Ringe hier stets nur in Zahl von zwei ausgebildet und finden sich an ganz bestimmten Stellen des Zellkörpers lokalisiert. Dieselben liegen stets auf zwei gegenüberliegenden Seiten ungefähr der Mitte der Längswand des eiförmigen Zellkörpers an. Dazu sind diese Ringe hier beträchtlich weiter als die Ringe von *Ph. teres*, sodass der mittlere Ausschnitt derselben stets über mehrere Chlorophyllscheibchen hinwegreicht. Die Breite des Rahmens dieser Ringe aber ist allgemein eine ziemlich geringe, kaum grösser als an den äusseren Ringen von *Ph. teres*.

Diese Ringe fand ich an manchen Individuen so dünn, dass sie in der Flächenansicht nur äusserst schwierig erkennbar waren. Die Chlorophyllschicht erschien vollständig intakt und gleichmässig geschlossen. In anderen Individuen traten diese Ringe durch starke Lichtbrechung auch in der Flächenansicht sofort aufs Deutlichste hervor. Dabei war hier die Breite des Rahmens gegen die erstgenannten dünnen Ringe kaum verändert; wohl aber hatte die Dicke des Rahmens sehr wesentlich zugenommen und verursachte nun eine deutliche lokale Einbiegung der Chlorophyllschicht gegen das Zellinnere hin. Diese Einbiegung war besonders im optischen Längsschnitt der Zelle, der durch die Mitte eines Paramylonrings ging, deutlich zu erkennen, indem hier die Chlorophyllscheibchen längs der Innenfläche des verdickten Paramylonrings in verschiedenster Richtung vertheilt sichtbar wurden (Taf. I. Fig. 15).

Diese grossen äusseren Paramylonringe fehlten keinem einzigen Individuum von *Ph. ovum*, das mir zu Gesicht kam; doch war, wie gesagt, die Dicke des Rahmens dieser Ringe eine sehr wech-

Paramylonringe bald kreisrund (Fig. 49), bald sehr stark quergedehnt zu länglichem Umriss (Fig. 45), zuweilen durch zwei Paare von Ringen ersetzt (Fig. 50). Zuweilen auch finden sich statt der beiden grösseren Ringe zahlreiche kleinere Paramylonscheibchen (Fig. 46), deren genauere Vertheilung innerhalb der Zelle ich jedoch nicht aus der citirten Abbildung zu erkennen vermag, so dass es dahingestellt bleiben muss, ob hier zahlreiche äussere Ringe vorliegen wie bei *Ph. teres* oder (was mir wahrscheinlicher dünkt) innere Paramylonkörner, die bei dem Fehlen der typischen äusseren Ringe ausnahmsweise eine sehr reichliche Ausbildung erhalten haben (vgl. ähnliche Vorkommnisse letzterer Art weiter unten bei *E. oxyuris* und *E. acus*).



selnde. An den stärker verdickten Ringen erschien der radiale Querschnitt des Rahmens nach aussen flach, gegen das Zellinnere hin gewölbt (Taf. I. Fig. 15), während der Rahmen der dünnsten Ringe stets eine dünne, beiderseits flache Platte darstellte.

Diese grösseren äusseren Paramylonringe waren an den untersuchten Individuen von *Ph. ovum* bald vollständig kreisrund, bald queroval, bald bis zu länglichem Umriss seitwärts ausgedehnt. In allen Fällen aber bildeten dieselben die Hauptmasse des geformten Paramylons der betreffenden Zellen. Allerdings fanden sich auf der Innenseite der Chlorophyllschicht mehrfach in wechselnder Anzahl ganz kleine Paramylonringe ausgebildet; doch waren diese Ringe in dem untersuchten Materiale allgemein nur sehr wenig entwickelt und ihre Menge im Allgemeinen eine sehr unbedeutende.

---

Eine eigenthümliche Modifikation der grösseren Paramylonkörper weist dann *Ph. alata* Klebs auf.

Bei dieser Spezies besitzt der Zellkörper die Gestalt einer ovalen, etwas gebogenen Platte, deren etwas verdickte Seitenränder in gleicher Richtung umgebogen und zugleich windschief tordirt sind<sup>1)</sup>. Der Zellhaut liegt überall eine geschlossene Schicht kleiner rundlicheckiger Chlorophyllscheibchen an. Zwischen diese Chlorophyllschicht und die Zellhaut ist nun an jeder Seite des ovalen Zellkörpers eine grosse flache Paramylonscheibe eingeschaltet; und zwar liegen diese Scheiben stets auf der Aussenseite der Krümmung, durch welche die umgebogenen Seitenränder an den ovalen abgeplatteten Zellkörper ansetzen, in der Mitte.

Diese Paramylonscheiben unterscheiden sich von den äusseren Paramylonringen von *Ph. teres* und *ovum* sehr wesentlich dadurch, dass die Breite des Rahmens bei denselben eine sehr viel grössere ist, als bei den beiden letztgenannten Arten, der mittlere Ausschnitt

---

1) Der Bau des Zellkörpers von *Ph. alata* lässt sich am besten beschreiben im Anschluss an die Gestalt der sogleich zu besprechenden *Ph. triquetra*. Von den drei flügelartig vorspringenden Kanten des Körpers letzterer Spezies ist nämlich bei *Ph. alata* die Rückenkante fast vollständig oder vollständig unterdrückt, der ganze Körper dadurch fast zu einer flachen Platte geworden. Die beiden sehr stark entwickelten Seitenkanten aber sind etwas windschief gebogen, resp. spiralig tordirt und zugleich gleichsinnig seitwärts umgebogen.

aber auf ein ganz enges Loch sich beschränkt. Aus der ringförmigen Scheibe von *Ph. teres* und *ovum* ist also hier durch Verbreiterung des Rahmens eine gerundete flache Scheibe mit sehr kleinem centralem Loch geworden.

Die Dicke dieser Scheiben ist eine sehr wechselnde; bald sind dieselben äusserst dünn, sodass sie kaum zu erkennen sind, bald erscheinen sie zu ziemlich dicken Platten angeschwollen, in deren Mitte man bei günstiger Lagerung deutlich einen sehr engen geraden Kanal von einer Seite zur anderen verlaufen sieht. Bei dem Dickenwachsthum dieser Platten bleibt somit die kleine mittlere Oeffnung stets erhalten und wird allmählich zu einem engen Kanal verlängert.

Ganz ähnliche Scheibengestalt zeigen die grösseren äusseren Paramylonkörper bei *Ph. triquetra* (Ehbg.) Duj.<sup>1)</sup>

Bei dieser Spezies sind die Kanten des ungleichseitig dreikantigen Körpers flügelartig verbreitert und gleichsinnig windschief gebogen resp. spiralig tordirt. Die Ungleichheit der Seitenflächen des Körpers aber hat zur Folge, dass die breiteste Seitenfläche deutlich den beiden anderen, unter einander ebenfalls ungleichen Seitenflächen sich gegenüberstellt und als Bauchfläche unterschieden werden kann. In der Mitte dieser Bauchfläche schaltet sich nun zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht (welche ziemlich dicht geschlossen die ganze Körperoberfläche auskleidet) eine einzelne, kreisrunde, flache Paramylonscheibe ein, die in der Flächenansicht der Bauchseite regelmässig den (in der Mitte des Zellkörpers gelagerten) Zellkern verdeckt (Taf. I. Fig. 8).

Diese Scheibe ist häufig so dünn, dass ihre Anwesenheit nur an gekanteten Individuen erkannt werden kann, während die Flächenansicht der Bauchseite von diesen farblosen Scheiben, die bisher durch kein Färbungsmittel sich tingiren lassen, gar keine Spur er-

1) Meines Dafürhaltens ist *Euglena triquetra* Ehbg. (*Phacus triquetra* Duj.) eine selbständige Spezies und von *E. pleuronectes* Ehbg. (*Phacus pleuronectes* Nitzsch) stets wohl zu unterscheiden. Ich kann deshalb Klebs, der diese Form als Varietät *δ triquetra* mit *Ph. pleuronectes* vereinigt (l. c. p. 81), nicht beistimmen, sondern führe die genannte Form, die sowohl Ehrenberg, als auch Dujardin und Perty als selbständige Art unterschieden haben, hier unter ihrem früheren Spezies-Namen wieder auf.

kennen lässt. In anderen Fällen aber hat die Scheibe an Dicke zu genommen und macht sich nun durch stärkere Lichtbrechung deutlich und leicht bemerkbar. Eine mittlere Oeffnung resp. einen feinen Kanal, der in der Mitte der Scheibe dieselbe von einer Seite zur anderen durchsetzte, habe ich mich in den meisten Fällen vergebens bemüht, in diesen dünneren oder dickeren Scheiben nachzuweisen. Nur ein einziges Mal gelang es mir, einen solchen engen Kanal deutlich zu unterscheiden. Allein die Erkennbarkeit eines solchen engen Kanals, der die Mitte einer verhältnissmässig nur schwach glänzenden Scheibe durchsetzt, ist oft eine so geringe und schwierige (wie mir die eigene Erfahrung an *Ph. alata* zur Genüge bewiesen hat), dass ich aus dem anscheinenden Fehlen dieses Kanals, resp. dieser mittleren Oeffnung bei der Mehrzahl der untersuchten Individuen nur unter Vorbehalt den Schluss herleiten möchte, eine solche mittlere Oeffnung, resp. ein solcher Kanal sei zwar in einzelnen Fällen vorhanden, fehle aber in der Mehrzahl der Fälle den Paramylonscheiben von *Ph. triquetra* vollständig. Sollte sich aber in der That dieses Fehlen der mittleren Oeffnung in der Mehrzahl der Fälle als thatsächlich richtig erweisen, so wäre hier bei *Ph. triquetra* aus der ringförmigen Scheibe von *Ph. teres* und *ovum* durch Verbreiterung des Rahmens schliesslich eine vollständig geschlossene Scheibe geworden.

Diese Scheibe ist, wie gesagt, zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht eingeschaltet. Sie bedeckt dabei eine ganze Gruppe von Chlorophyllscheibchen. Bei ganz dünnen Scheiben bleibt die Regelmässigkeit in der Anordnung dieses Abschnittes der Chlorophyllschicht ganz ungestört, ja aus der Anordnung der Chlorophyllscheibchen in der Mitte der Bauchfläche lässt sich bei ganz dünnen, schwierig erkennbaren Paramylonscheiben gar kein Moment entnehmen, das auf die Anwesenheit einer solchen Scheibe hinwiese. Bei dickeren Scheiben aber ist die Chlorophyllschicht lokal etwas eingebogen, doch in der Anordnung der einzelnen Chlorophyllscheibchen nur wenig gestört; nur pflegen meist unter der Mitte der Paramylonscheiben die Chlorophyllscheibchen ein wenig weiter aus einander zu rücken, da hier direkt an die Chlorophyllschicht auf der Innenseite der central gelagerte Zellkern angrenzt, für eine lokale Einbiegung der unveränderten Chlorophyllschicht somit keinen Raum übrig



lässt. Es weichen infolgedessen bei der Dickenzunahme der Paramylonscheibe unter der Mitte derselben die Chlorophyllscheibchen ein wenig auseinander und lassen nun unter der verdickten Paramylonscheibe den direkt angrenzenden Zellkern sehr deutlich durchschimmern.

Somit erscheint die Paramylonscheibe bei ihrer ersten Anlage und während ihres späteren Dickenwachstums stets einer Gruppe von Chromatophoren direkt aufgelagert, und auf diese darf demgemäss die Entstehung und Verdickung dieser Scheibe zurückgeführt werden. Bei diesem Dickenwachsthum wird offenbar der ursprünglich dünnen Scheibe auf der Innenseite neue Substanz aufgelagert. — Eine gleichzeitige Vergrösserung der ganzen Scheibe in Richtung der Fläche aber habe ich nicht mit Sicherheit zu constatiren vermocht. Allerdings erscheinen die Scheiben der einzelnen Individuen von ziemlich wechselnder Breite; allein dies findet sowohl bei dünnen, als auch bei dickeren Scheiben statt und ist deshalb wohl eher auf eine ursprüngliche Grössendifferenz der Scheiben bei ihrer ersten Anlage zurückzuführen, als auf eine allmähliche Breitenzunahme der ursprünglich angelegten Scheiben. —

Ausser dieser breiten und flachen Paramylonscheibe in der Mitte der Bauchfläche findet sich bei *Ph. triquetra* noch ziemlich regelmässig ein kleinerer dickerer Paramylonkörper von abgeflacht ovaler Gestalt am hinteren Ende der Zelle zunächst dem kurzen Schwanzstachel. Während aber jene Scheibe zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht eingeschaltet ist, liegt dieser Paramylonkörper stets im Inneren der Zelle und füllt den hier ziemlich engen Raum zwischen den beiden oberflächlichen Chlorophyllschichten meist so vollständig aus, dass er auf beiden Seiten nach aussen der Chlorophyllschicht dicht anliegt. Dieser Paramylonkörper erscheint im Allgemeinen viel stärker verdickt als die dünne Paramylonscheibe der Bauchfläche und tritt als dichter glänzender Körper fast an allen Individuen sofort deutlich hervor, auch wenn von jener Scheibe auf den ersten Blick gar nichts zu erkennen ist, oder wenn dieselbe noch gar nicht angelegt worden ist. — Zuweilen auch fand sich dieser kleinere Paramylonkörper an anderer Stelle der Zelle ausgebildet und erschien z. B. in der Bauchansicht der Zelle seitlich neben dem Rande der

grossen Paramylonscheibe befestigt. Zuweilen auch fehlte derselbe vollständig.

Was ich von der Entwicklung dieses abgeflacht ovalen Paramylonkörpers festzustellen vermochte, weist darauf hin, dass derselbe gewöhnlich auf der Innenseite der Chlorophyllschicht der Rückenfläche angelegt wird als ein länglicher Ring mit engem mittlerem Ausschnitt, mehreren Chlorophyllscheibchen direkt anliegend. Später nimmt er an Dicke wesentlich zu, auch die Breite des Rahmens vergrössert sich und endlich wird der mittlere Ausschnitt vollständig geschlossen. Durch diese Dickenzunahme aber erreicht dieser Paramylonkörper sehr bald die gegenüberliegende Chlorophyllschicht und wird nun auch von dieser her durch Auflagerung von Substanz verdickt, sodass er schliesslich die erwähnte Gestalt eines beiderseits abgeflachten Ellipsoids erhält.

Es entspricht somit dieser kleinere, aber dickere Paramylonkörper von *E. triquetra* einem einzelnen der kleineren inneren Paramylonringe von *Ph. teres*. Dieser kleine innere Ring ist hier sehr frühzeitig angelegt und sehr reichlich ausgebildet worden, während die Ausbildung des (hier nur in Einzahl vorhandenen) grösseren äusseren Ringes, der hier als breite geschlossene Scheibe auftritt, sehr viel langsamer erfolgt, die Anlage weiterer kleiner innerer Ringe aber längere Zeit ganz unterbleibt. Wenigstens habe ich bei zahlreichen Individuen, die jene beiden genannten Paramylonkörper deutlich zeigten, von sonstigen kleinen Paramylonringen an der Innenseite der Chlorophyllschicht nichts bemerkt. In anderen Exemplaren dagegen waren neben jenen beiden grösseren Paramylonkörpern auf der Innenseite der Chlorophyllschicht, derselben dicht anliegend, noch mehr oder minder zahlreiche kleinere Ringe von kreisrundem oder ovalem Umriss ausgebildet worden, ohne jedoch eine besonders ausgeprägte Verdickung erfahren zu haben.

---

Sehr nahe verwandt mit *Ph. triquetra* ist die häufigste Spezies der Gattung *Phacus*, *Ph. pleuronectes* Nitzsch.

Der Zellkörper dieser Spezies besitzt die Gestalt einer dünnen, ovalen, nur wenig gebogenen Platte, deren Bauchfläche fast eben, deren Rückenfläche mit einer schief eingesetzten, mehr oder weniger weit vorspringenden Längsrippe ausgerüstet ist. Von den drei Flügel-

kanten der *Ph. triquetra* ist hier die eine mehr oder weniger vollständig unterdrückt, die beiden anderen aber erscheinen fast gerade, kaum merklich windschief verbogen. — Der Zellhaut<sup>1)</sup> ist in der ganzen Ausdehnung des Zellkörpers eine ziemlich dicht geschlossene Chlorophyllschicht angelagert. Der Zellkern liegt nicht genau central, sondern ist ein wenig in die hintere Hälfte der Zelle gegen das Schwanzende hin gerückt. Die Mitte der ganzen Zelle aber wird eingenommen durch einen eigenthümlich geformten Paramylonkörper, der durch seine starke Lichtbrechung sofort deutlich hervortritt (Taf. I. Fig. 4, 7).

Die Ausbildung dieses Paramylonkörpers beginnt, wie es scheint, mit der Anlage einer dünnen ringförmigen Paramylonscheibe, welche

1) Die Zellhaut von *Ph. pleuronectes* und einigen anderen *Phacus*-Arten (z. B. *Ph. longicauda*) zeigt, wie seit längerer Zeit bekannt ist, eine sehr deutliche Längsstreifung in Gestalt feiner dichter gerader Streifen, die durch breitere Zwischenräume getrennt sind. Klebs erwähnt nun für diese Spezies ausserdem noch eine feine Spiralstreifung (l. c. p. 10): „neben weit von einander stehenden Längsstreifen verlaufen sehr zarte, bisher übersehene Spiralstreifen“. Diese Angabe vermag ich jedoch nur zum Theil zu bestätigen, insofern ich ebenfalls das Vorhandensein eines zweiten Streifensystemes ausser den Längsstreifen beobachten konnte. Allein dieses zweite Streifensystem finde ich aus kurzen Querstreifen zusammengesetzt, welche je zwei seitlich benachbarte Längsstreifen unter einander verbinden, nicht aber zu einem Systeme schräg gerichteter Spiralstreifen zusammenschliessen. — In dieser Ausbildung der Zellhaut stimmt *Ph. longicauda* vollständig mit *Ph. pleuronectes* überein.

Bei *Phacus triquetra* sind die Randkanten des dreikantig geflügelten Zellkörpers spiralig gedreht. In ganz entsprechender Weise sind auch auf den Seitenflächen des Zellkörpers die Längsstreifen spiralig gedreht, sodass die Längsstreifung von *Ph. pleuronectes* hier durch spiralige Torsion des Zellkörpers in eine steile Spiralstreifung übergeführt worden ist.

Ebendasselbe gilt weiterhin auch von *Euglena tripteris* und *E. spirogyra*; doch treten bei letzterer Spezies die drei tordirten Randkanten nur noch äusserst wenig nach aussen vor oder sind ganz geschwunden. Im letzteren Falle erscheint dann die Spiralstreifung der Zellhaut vollständig unabhängig von einer spiraligen Torsion des Zellkörpers.

Schliesslich aber ist bei den meisten übrigen Arten von *Euglena* und einigen Arten von *Phacus* (*ovum*, *teres*) von einer spiraligen Torsion des ganzen Zellkörpers auch gar keine Andeutung mehr vorhanden. Ein Vergleich dieser Arten mit den eben genannten Formen lehrt aber deutlich, dass die Spiralstreifung der Zellhaut der ersteren Arten (z. B. *E. viridis*) durchaus der Längsstreifung von *Phacus pleuronectes* u. s. w. entspricht, keineswegs aber etwa einer Spiralstreifung, die noch neben jener Längsstreifung vorhanden sein möchte, gleichgestellt werden darf.



in der Mitte der Bauchfläche zwischen die Zellhaut und die ganz unveränderte Chlorophyllschicht sich einschaltet. Ich habe dieses Stadium, das ich nach Analogie der bisher besprochenen grösseren Paramylonkörper ziemlich sicher annehmen zu dürfen glaube, bisher noch nicht aufzufinden vermocht. Wohl aber fand ich häufig das nächstfolgende Entwicklungsstadium in Gestalt einer etwas dickeren, aber immer noch dünnen ringförmigen Paramylonscheibe mit kleinem mittleren Ausschnitt, unter welcher die Scheibchen der lokal eingebogenen Chlorophyllschicht in der Mitte etwas auseinander gewichen waren. Dies letztere trat weiterhin immer deutlicher hervor, je mehr die Paramylonscheibe in die Dicke zunahm; und bald waren die Anfangs verdeckten Chlorophyllscheibchen sämtlich längs des Seitenrandes der Paramylonscheibe schräg gerichtet oder vollständig auf die Kante gestellt. Noch dickere Paramylonscheiben endlich erschienen einfach in entsprechende Lücken der Chlorophyllschicht der Bauchfläche eingefügt und waren nur längs ihres Seitenrandes von einer Anzahl schräg oder senkrecht gestellter Chlorophyllscheibchen begleitet (Taf. I. Fig. 4, 5, 7).

Die Breite dieser Paramylonscheiben erscheint sehr wechselnd. Zuweilen an Breite nicht grösser als ein einzelnes Scheibchen der Chlorophyllschicht oder selbst nicht ganz so breit wie dieses, übertreffen die Paramylonscheiben in anderen Fällen die breiteren Chlorophyllscheibchen an Ausdehnung sehr wesentlich und erreichen die doppelte Breite derselben oder noch mehr. In der Mitte der Paramylonscheibe aber bildet der centrale Ausschnitt derselben stets nur ein kleines kreisrundes Loch, wenn auch die Weite dieses Loches an verschiedenen Individuen nicht immer ganz constant ist.

Alle diese Paramylonringe aber nehmen an Grösse von ihrer ersten Anlage an sehr wesentlich zu, namentlich ist ihr Dickenwachsthum ein sehr bedeutendes. In die Fläche vergrössert sich die ursprüngliche Scheibe, wie es scheint, nur wenig, ja es dürften wohl die nicht unbeträchtlichen Differenzen der Breite älterer Paramylonkörper zum grössten Theile auf ursprünglichen Grössen-Unterschieden der ersten Anlagen beruhen. Doch weisen allerdings die Thatsachen des Aufquellens der ausgebildeten Paramylonkörper darauf hin, dass gleichwohl eine nachträgliche Verbreiterung der ursprünglichen scheibenförmigen Anlage keineswegs ganz ausgeschlossen ist.

Um so sicherer aber lässt sich ein sehr ausgiebiges Dickenwachsthum der ursprünglichen Anlage constatiren, und zwar erscheint die Verdickungsmasse hier ganz deutlich auf der Innenseite dieser ursprünglichen Anlage ausgebildet. Der mittlere Ausschnitt der ursprünglichen Scheibe bleibt in gleicher Breite innerhalb dieser Verdickungsmasse erhalten und verlängert sich dadurch allmählich zu einem engen geraden Kanal. Die Verdickungsmasse selbst aber erscheint in sehr wechselnder Weise bald in gleicher Breite wie die ursprüngliche Scheibe, bald und zwar in der Mehrzahl der Fälle in geringerer Breite als jene Scheibe und gegen diese bald scharf absetzend, bald in allmählichem Uebergange abnehmend, um dann weiterhin wieder an Breite zuzunehmen.

Infolgedessen bildet der verdickte Paramylonkörper zuweilen die Gestalt eines kurzen geraden Cylinderstückes, das von einem engen geraden Längskanal in der Mitte durchzogen ist. In der Mehrzahl der Fälle aber erscheint dieser Cylinder an seiner Aussenfläche in mehr oder minder regelmässiger und ausgiebiger Weise ringförmig ausgekehlt (Taf. I. Fig. 6). Nicht selten auch setzt an die ursprüngliche ringförmige Scheibe in plötzlichem Uebergange ein Cylinderstück von sehr viel geringerem Durchmesser an, das dann weiterhin allmählich oder plötzlich wieder an Dicke zunimmt. Kurz, die Gestaltung des verdickten Paramylonkörpers weist mancherlei Variationen auf, die bei dem störenden Glanze der Paramylon-Substanz in der Bauchansicht des Zellkörpers nicht selten sehr schwierig genau zu ermitteln sind und die Erkenntniss der typischen Gestaltung sehr erschweren<sup>1)</sup>.

1) So beschreibt Stein (l. c. p. 146) die Gestalt des vorliegenden Paramylonkörpers folgendermaassen: „Bei *Phacus pleuronectes* liegt in der Mitte des Leibes gewöhnlich ein sehr grosser scheibenförmiger Paramylonkörper, der wieder eine grosse concentrische — Scheibe umschliesst; im Mittelpunkt der letzteren sah ich häufig noch eine kleine, schräge, spaltförmige Höhle. Statt eines solchen Körpers kommen häufig zwei kleinere, eben so zusammengesetzte vor“.

Wie die beigelegten Abbildungen (Taf. 19. Fig. 58, 59, 66) beweisen, entspricht die erwähnte „kleine, schräge, spaltförmige Höhle“ dem centralen Kanale der obigen Beschreibung, die täuschenden Lichtlinien aber, welche in der Bauchansicht der Zelle am Rande des Paramylonkörpers sichtbar werden, haben Stein zu der Annahme eines dünnwandigen hohlen scheibenförmigen Körpers, dessen Innenraum „augenscheinlich mit weicherer Substanz erfüllt“ ist, veranlasst. Die Beobachtung gekanteter Individuen von *Ph. pleuronectes* vermag jedoch leicht über die wahre Gestaltung dieser Paramylonkörper aufzuklären.

Das Dickenwachsthum dieses Paramylonkörpers führt dann schliesslich dahin, dass seine sich verdickende Innenfläche die Chlorophyllschicht der Rückenseite des Zellkörpers berührt. Weiterhin erscheint dann diese Chlorophyllschicht hier (offenbar durch Auseinanderrücken der Chlorophyllscheibchen) lokal unterbrochen, und bald berührt dann die Innenfläche des Paramylonkörpers auf der Rückenseite des Zellkörpers die Zellhaut selbst. Auf solchem Entwicklungsstadium durchsetzt dann ein cylindrischer, meist an der Seitenfläche ringförmig ausgekehlter Paramylonkörper, in seiner Mitte von einem engen geraden Kanal durchbohrt, als dicker Pfropf den ganzen Zellraum von Zellwand zu Zellwand, die oberflächliche Chlorophyllschicht der Zelle aber erscheint an beiden flachen Seiten des Zellkörpers lokal unterbrochen und überkleidet mittelst mehr oder minder zahlreicher schräg oder senkrecht gestellter Chlorophyllscheibchen die Seitenfläche jenes Paramylonpfropfes (Taf. I. Fig. 5—6).

An diesem verdickten Paramylonkörper vermochte ich von innerer Differenzirung der Substanz kaum eine Andeutung zu erkennen. An unverletzten Paramylonkörpern wird in der Bauchansicht der Zelle stets eine ganze Reihe concentrischer Linien längs des äusseren Randes sichtbar, hervorgerufen durch die unregelmässige ringförmige Auskehlung der Seitenwand. Diese Linien rufen leicht den Anschein einer concentrischen Schichtung der Innenmasse hervor. Eine deutliche concentrische Streifung der Substanz des Paramylonkörpers selbst vermochte ich jedoch nicht zu unterscheiden, und ebensowenig gelang es mir, in der Seitenansicht desselben irgend eine deutliche innere Differenzirung der Substanz zu erkennen.

Dass aber gleichwohl eine solche Differenzirung vorhanden ist, liess sich leicht durch Zerdrücken der ganzen Paramylonkörper feststellen. Hierbei gelang es nämlich leicht, den ganzen kurz-cylindrischen Körper in mehrere, etwas gebogene scheibenförmige Stücke zu zerlegen. Dadurch wird die Annahme einer schichtenweisen Ablagerung der Verdickungsmasse unmittelbar nahegelegt.

Eine solche Schichtung der Verdickungsmasse aber war direkt nicht zu unterscheiden, und auch bei Anwendung von Quellungsmitteln wollte mir ein sicherer Nachweis derselben bisher nicht gelingen. Bei langsamem Aufquellen mittelst Schwefelsäure schienen nur in der Flächenansicht des Paramylonkörpers eine ganz schwache



concentrische Streifung sichtbar zu werden; allein dieselbe war zu schwach und zu unsicher, um irgend welche Schlüsse über die innere Struktur darauf zu gründen. Bei stärkerem Aufquellen aber erwies sich der Verlauf des Verquellens als ein ziemlich unregelmässiger. Diesem Verquellen fiel zunächst, wie es schien, die Mitte der Aussenfläche des Paramylonkörpers anheim; dann griff dieses Verquellen weiter um sich und erfasste nach und nach die ganze Aussenfläche, griff aber gleichzeitig auch in das Innere des Paramylonkörpers hinein und erweiterte den centralen Kanal mehr und mehr, den ganzen Paramylonkörper zu einem immer dünneren Ringe aushöhlend. Dann zerspaltete sich dieser Ring meist in mehrere schmale Ringreifen, die schliesslich sämmtlich verquollen und verschwanden.

Wenn ich somit aus den Thatsachen der Beobachtung unveränderter und aufquellender Paramylonkörper nur wenig Sicheres über die innere Struktur und demgemäss über die Entwicklungsweise derselben zu entnehmen vermag, so steht doch die Gesamtheit der bisher angeführten Thatsachen in vollstem Einklange mit der Annahme eines Wachsthum durch Apposition auf die Innenseite der ursprünglichen Anlage.

Ebenso aber stimmen die sämmtlichen vorliegenden Thatsachen auch vollkommen überein mit der Annahme, dass dieses Appositionswachsthum durch die Chromatophoren der Chlorophyllschicht eingeleitet und ausgeführt werde. Während der ganzen Entwicklungsdauer des Paramylonkörpers ist derselbe stets einer Gruppe von Chlorophyllscheibchen dicht angelehnt. Anfangs auf seiner Innenseite gelagert, werden die Scheibchen dieser Gruppe allmählich durch die zunehmende Verdickung des Paramylonkörpers auseinander gedrängt und in schräger Stellung den Seitenwänden desselben angelehnt. Dann zu fast senkrechter Stellung aufgerichtet, umgeben sie nach wie vor den Umfang des nunmehr kurz cylindrischen Paramylonpfropfes, der mit seiner Endfläche nun an die Chlorophyllschicht der gegenüberliegenden Körperwand heranreicht und einer Gruppe von Chromatophoren dieser Chlorophyllschicht anliegt. Schliesslich führt das fortschreitende Dickenwachsthum diesen Paramylonpfropf unter Verdrängung der berührten Chlorophyllscheibchen bis zur Berührung mit der gegenüberliegenden Körperoberfläche

selbst. Während dieses gesammten Dickenwachsthums aber liegt der sich verdickenden Innenfläche des Paramylonkörpers stets eine Anzahl von Chromatophoren, allerdings in ziemlich lockerer Schicht und namentlich ohne festen Zusammenschluss über der Mitte jener Innenfläche, direkt und, wie es mir schien, auch unmittelbar an. Die sämtlichen vorliegenden Thatsachen stehen somit auch hier in vollem Einklange mit der Annahme (zu der auch die Besprechung der früher eingehender geschilderten Arten der Euglenaceen hingeführt hat), dass der besprochene Paramylonkörper von den anliegenden Chromatophoren angelegt und durch Apposition neuer Substanz auf seine Innenfläche vergrössert werde. —

Ein solcher Paramylonkörper findet sich nun bei *Ph. pleuronectes* in der Mehrzahl der Fälle ziemlich genau in der Mitte der Bauchseite befestigt. Nicht selten erscheint er jedoch auch mehr oder weniger zur Seite verschoben. Nur sehr selten fand ich diesen Paramylonkörper noch gar nicht angelegt. Sehr häufig dagegen fanden sich ausser jenem charakteristischen Paramylonkörper noch andere Paramylonringe im Inneren der Zelle angelegt und bis zu sehr verschiedenem Grade ausgebildet und verdickt. Alle diese secundären Ringe aber waren der Chlorophyllschicht auf der Innenseite angelagert.

So fand sich zunächst vielfach neben jenem typischen Paramylonkörper noch ein zweiter an irgend einer Stelle der Zelle entwickelt. Derselbe ward angelegt als eine kleine kreisrunde oder schwach längliche ringförmige Scheibe, welche auf der Innenseite der Chlorophyllschicht meist einer kleinen Gruppe von Chlorophyllscheibchen aufgelagert war (Taf. I. Fig. 4). Dieser Ring erschien in anderen Fällen mehr oder weniger verdickt; ja zuweilen war seine Dicke eine ziemlich beträchtliche und liess ihn deutlich neben jenem typischen Paramylonkörper als einen zweiten, etwas kleineren, glänzenden Körper hervortreten.

In anderen Fällen fanden sich neben dem typischen Paramylonkörper zwei oder mehrere kreisrunde oder etwas längliche ringförmige Scheibchen gleicher oder verschiedener Grösse der Chlorophyllschicht an den verschiedensten Stellen auf der Innenseite angelehnt. Die kleineren dieser Ringe, etwa von der Breite eines einzelnen Chlorophyllscheibchens, bedeckten dabei entweder die einander zu-



gewandten Theile mehrerer benachbarter Chromatophoren oder waren einem einzelnen Chromatophor, die ganze Innenseite desselben bedeckend, angelagert.

Ausserdem fanden sich endlich noch ganz kleine und dünne Paramylonringe neben den grösseren Paramylonkörpern in sehr wechselnder Anzahl in den verschiedenen Individuen ausgebildet. Zuweilen ganz vereinzelt lehnten dieselben der Innenfläche einzelner Chlorophyllscheibchen, hinter deren Breite sie oft um mehr als die Hälfte zurückblieben, unmittelbar an. In anderen Individuen ganz fehlend, waren sie in anderen wieder in ziemlich reichlicher Zahl ausgebildet und fanden sich hier nicht nur den Chromatophoren auf der Innenfläche oder an den Seitenrändern (in tangentialer oder schräger Stellung) dicht angeschmiegt, sondern waren zum Theil auch in das farblose Protoplasma der Zellmitte hinweggeführt worden. In den meisten Individuen vereinzelt, fanden sich alle diese verschiedenartigen Paramylonkörper zuweilen auch in einem einzelnen Individuum vereinigt, doch waren solche körnerreichen Individuen in dem untersuchten Materiale im Allgemeinen recht selten. —

Etwas abweichend von der vorstehend beschriebenen regelmässigen Ausbildung des Paramylons fand ich die Gestaltung der Paramylonkörper bei einer Anzahl von Individuen von *Ph. pleuronectes*, die ich an einem ganz anderen Standorte eingesammelt hatte. Bei diesen Individuen fand sich, analog wie bei *Ph. triquetra*, in der Mitte der Bauchseite, zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht eingeschaltet, eine grosse, kreisrunde Paramylonscheibe mit sehr kleinem, mittlerem Loche. Diese Scheibe erreichte zuweilen eine sehr ansehnliche Breite (ihr Durchmesser betrug zuweilen das 6–10-fache des Durchmessers der Chlorophyllscheibchen), war aber stets nur wenig verdickt und erschien sogar in der Mehrzahl der Fälle von sehr geringer Dicke und sehr schwachem Glanze.

Neben dieser grossen dünnen Scheibe war mehrfach ein etwas kleinerer, abgeflacht linsenförmiger Paramylonkörper mit sehr engem mittlerem Porenkanal im Inneren des abgeflachten Zellkörpers zwischen den beiden oberflächlichen Chlorophyllschichten ausgebildet und meist innerhalb der Zelle so orientirt, dass die grosse Paramylonscheibe diesen kleineren Paramylonkörper zum grössten Theile ver-



deckte. Zuweilen auch fehlte dieser kleinere Paramylonkörper vollständig. In allen Fällen aber waren in den untersuchten Individuen zahlreiche kleinste Paramylonkörner von der Gestalt stark verdickter kreisrunder Ringe oder linsenförmiger, in der Mitte durchbohrter Scheibchen in wechselnder Menge ausgebildet und auf der Innenseite der Chlorophyllschicht in sehr verschiedenartiger Weise vertheilt. —

Somit erweist sich die Ausbildung des Paramylons bei der vorliegenden Spezies innerhalb gewisser Grenzen schwankend. Diese Variabilität aber dürfte wohl nur, wie mir scheint, durch die Einflüsse des Standortes bedingt werden. Denn während ich unter zahllosen Individuen der ersteren Art kein einziges auffand, dessen Paramylon in der letztgenannten Weise entwickelt gewesen wäre, fand ich die letztere Gestaltung des Paramylons bei sämtlichen Individuen, die von dem betreffenden Standorte herstammten. Diese Individuen aber waren im Uebrigen durch kein constantes Merkmal von der typischen Form von *Ph. pleuronectes* verschieden, dürften sich also wohl kaum als besondere Varietät dieser Spezies abtrennen lassen.<sup>1)</sup> —

Eine ganz analoge Ausbildung der Paramylonkörper wie in der Mehrzahl der Fälle bei *Phacus pleuronectes* fand sich auch bei der nächstverwandten Spezies *Phacus parvula* Klebs und ebenso auch bei der nahestehenden *Ph. longicauda* (Ehbg.) Duj.<sup>2)</sup> Der Paramylonkörper, der in der Mitte der Bauchfläche des Zellkörpers

---

1) In dieser Ausbildung des Paramylons stimmt somit die obige Standorts-Varietät von *Ph. pleuronectes* sehr nahe mit *Ph. triquetra* überein. Allein in der Gesamtgestalt des Körpers fand ich beide Formen doch stets deutlich und leicht zu unterscheiden.

2) In seinen Abbildungen von *Ph. longicauda* zeichnet Stein (l. c. Taf. 20. Fig. 1—2) die grossen Paramylonkörper in der Mitte der Bauchfläche als kreisrunde Körper mit schmaler Wandung ganz ebenso wie bei *Ph. pleuronectes* (Taf. 19. Fig. 58, 66). Ich glaube deshalb diese Figuren auch in derselben Weise deuten zu müssen wie bei der letztgenannten Spezies, die innere Conturlinie jenes Körpers demgemäss als durchschimmernden Aussenrand der Verdickungsmasse des Paramylonkörpers auffassen zu sollen. Einen weithumigen Paramylonring, worauf der erste Eindruck der Figur hinweist, habe ich bei *Ph. longicauda* niemals angetroffen, finde einen solchen auch nirgends sonst für diese Spezies erwähnt.

befestigt ist, war bei den untersuchten Exemplaren beider Spezies stets in gleicher Weise ausgebildet, wie es soeben als der typische Fall für *Ph. pleuronectes* geschildert worden ist, nur war allerdings bei beiden Arten die Verdickung dieses Paramylonkörpers meist nicht so weit vorgeschritten, dass derselbe die gegenüberliegende Körperoberfläche erreicht hätte. —

Bei allen bisher besprochenen Formen mit kleinen pyrenoid-freien scheibenförmigen Chromatophoren bildeten die Paramylonkörper, sowohl die kleinsten als auch die grösseren, sämtlich ringförmige Scheiben, mochte nun der mittlere Ausschnitt der Scheibe von geringer oder ansehnlicher Breite sein. Die meisten dieser Ringe besaßen kreisrunden Umfang, nur einzelne derselben, z. B. bei *Ph. ovum* und *Ph. pleuronectes*, waren im Umkreis oval oder länglich gestaltet. Bei einer Reihe anderer Euglenaceen erscheinen nun die Paramylonkörper statt dessen in Gestalt mehr oder weniger in die Länge gedehnter Ringe, welche bei ihrem Dickenwachsthum nicht selten den mittleren Ausschnitt vollständig verschliessen und dadurch zu kürzeren oder längeren Stäben, die an beiden Enden abgerundet sind, sich formen.

Solche Paramylonkörper finden sich in sehr charakteristischer Ausbildung bei *Euglena tripteris* und *E. spirogyra*, denen sich den vorliegenden Angaben und Abbildungen bei Stein und Klebs zufolge auch *E. oxyuris* anschliesst.

Bei *Euglena tripteris* (Duj.) Klebs ist der längliche, scharf dreikantige Zellkörper gewöhnlich ziemlich stark spiralig tordirt; die vorspringenden Längskanten desselben aber sind unter einander fast ganz gleichmässig ausgebildet, sodass eine Differenzirung von Bauchfläche und Rücken wie bei *Phacus triquetra* hier nur sehr schwach angedeutet ist. Dennoch aber lässt sich dieselbe sehr leicht daran erkennen, dass die Rückenkante den Augenpunkt einschliesst, auf der Bauchfläche aber zwei lange dicke Paramylonstäbe zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht eingeschaltet sind.

Diese Chlorophyllschicht überzieht als dicht geschlossene Schicht ganz kleiner rundlich-eckiger Chlorophyllscheibchen die ganze Oberfläche des Zellkörpers. Auf der Bauchfläche aber ist dieselbe an zwei Stellen lokal eingebogen und von der Zellhaut entfernt, um

hier zwei langen Paramylonstäben Raum zu gewähren. Dieselben zertheilen sich, der Längsachse des Zellkörpers entsprechend gerichtet, oberhalb und unterhalb des Zellkerns, der in der Mitte der ganzen Zelle gelegen ist, und lassen diesen Zellkern bald zwischen sich deutlich hervorschimern, bald verdecken sie denselben zum Theil oder vollständig, indem sie bis fast zur gegenseitigen Berührung einander nahezücken.

Diese Paramylonstäbe fand ich an den untersuchten Exemplaren von etwas wechselnder Länge, 4—5mal so lang als breit und gewöhnlich an Breite dem doppelten Durchmesser der Chlorophyllscheibchen gleich. Die Dicke dieser Stäbe stand beträchtlich hinter der Breite derselben zurück, sodass sie deutlich abgeplattet waren. In der Flächenansicht der abgeplatteten Seite aber trat zuweilen ein ganz schmaler mittlerer Spalt, welcher das ganze Stäbchen durchsetzte, mehr oder minder deutlich hervor. — Einmal sah ich eines dieser beiden Stäbchen nicht gerade gestreckt, sondern in der Mitte unter einem sehr stumpfen Winkel eingeknickt.

Die jüngsten Entwicklungsstadien dieser Stäbchen habe ich leider nicht aufzufinden vermocht. Nach Analogie mit den zuletzt besprochenen *Phacus*-Arten aber glaube ich mit ziemlicher Sicherheit annehmen zu dürfen, dass die Ausbildung dieser Stäbchen mit der Anlage eines sehr lang gestreckten Ringes beginnt, der sich allmählich verdickt, bis der schmale mittlere Ausschnitt fast vollständig oder vollständig geschlossen ist, der langgedehnte Paramylonring in ein dichtes Paramylonstäbchen sich verwandelt hat, welches nur an einzelnen Exemplaren in der schmalen medianen Spalte noch einen Rest des ursprünglichen mittleren Ausschnitts erkennen lässt. Während ihres ganzen Dickenwachstums aber liegen diese Paramylonstäbe stets einer grösseren Anzahl von Chlorophyllscheibchen, die den eingebogenen Abschnitten der Chlorophyllschicht angehören, dicht an.

Ausser diesen beiden grossen stabförmigen Paramylonkörpern fand ich an den untersuchten Exemplaren von *E. tripteris* auf der Innenseite der Chlorophyllschicht, derselben dicht anliegend, noch mehr oder minder zahlreiche kleine ovale Paramylonringe ausgebildet. Dieselben waren sämmtlich noch sehr dünn und schwach entwickelt. Doch dürfte aller Analogie nach unter geeigneten Be-



dingungen auch hier eine reichlichere Ausbildung dieser kleinen Paramylonringe zu derberen Scheibchen oder kurzen breiten Stäben stattfinden. —

Eine ganz analoge Ausbildung zweier grosser Paramylonkörper besitzt *E. spirogyra* Ehb. Der langgestreckte Zellkörper dieser Spezies ist nur ganz undeutlich dreikantig geformt, lässt aber ziemlich deutlich die breitere Bauchseite von der gewölbten Rückenseite, auf welcher die Rückenante kaum erkennbar ist, unterscheiden. Die Zellhaut ist, wie bei *Phacus pleuronectes*, längsstreifig und zwar durch kleinknotige Streifen, allein der ganze Körper ist deutlich tordirt, so dass diese Längsstreifen als spirale Höckerreihen hervortreten, wodurch die Spezies bekanntlich speziell charakterisirt wird.<sup>1)</sup> Auf der Rückenseite des Zellkörpers liegt am Vorderende der Augenfleck, auf der Bauchseite aber sind oberhalb und unterhalb des median gelagerten Zellkerns zwei grosse Paramylonkörper zwischen die Zellhaut und die wandständige Chlorophyllschicht eingeschaltet. Diese letztere aber, aus dicht gedrängten kleinen rundlich-eckigen Chlorophyllscheibchen zusammengesetzt, ist an den betreffenden Stellen lokal eingebogen.

Diese Paramylonkörper erscheinen, wie ich aus den Angaben und Abbildungen bei Stein und Klebs entnehme, zunächst als grosse ovale bis längliche, ringförmige Scheiben mit schmalem Rahmen und sehr weitem, mittlerem Ausschnitt<sup>2)</sup>. In vielen Indi-

1) Es fragt sich jedoch, ob unter den Formen, die man bisher wegen des Besitzes dieser spiralen Höckerreihen als *E. spirogyra* zusammenfasst, nicht mehrere besondere Spezies zu unterscheiden sind.

2) Nach Klebs (l. c. p. 42) bekommt bei der Theilung der *E. spirogyra* jede Tochterzelle ein grosses Paramylonkorn mit, das andere muss sie sich selbst bilden. Auf welche Weise es zu Stande kommt, dass von den zahlreich vorhandenen kleinen Körnern eines an der bestimmten Stelle heranwächst, ist unbekannt. Die beigefügte Abbildung zeigt bei Beginn der Theilung der Zelle die beiden ringförmigen Paramylonkörper in der hinteren Zellhälfte neben einander gestellt, die beiden gebildeten Theilhälften der Zelle dann mit je einem dieser Paramylonkörper ausgerüstet. Es muss sich darnach stets wenigstens das vordere ringförmige Paramylonkorn in den beiden Tochterzellen neu bilden, wenn nicht etwa sogar beide Paramylonkörper in den beiden Tochterzellen neu entstehen, während die beiden Paramylonkörner der Mutterzelle innerhalb des farblosen Protoplasmas der Zellmitte aufgelöst werden.

viduen verdicken sich dann diese Ringe nur wenig und bewahren nach wie vor die Gestalt wohlausgebildeter weiter, ovaler bis länglicher Ringe (solche Individuen bilden Stein und Klebs<sup>1)</sup> l. l. c. c. ab). In anderen Individuen aber (vielleicht unter anderen äusseren Verhältnissen) erfolgt eine sehr viel ausgiebigere Verdickung dieser Ringe bis zum Verschluss des mittleren Ausschnitts, sodass aus dem ursprünglichen Ring eine längliche flache Scheibe oder ein abgeplatteter ellipsoidischer Körper hervorgeht<sup>2)</sup>. Individuen dieser letzteren Art haben mir allein vorgelegen.

Dass aber zu dieser Neubildung nicht ein einzelnes kleines Paramylonkorn „an der betreffenden Stelle heranwächst“, sondern dass der grosse Paramylonring an seiner Stelle fast in seiner endgültigen Grösse vollständig neugebildet wird, das dürfte aus der oben beschriebenen Entwicklung der Paramylonringe der *Phaeus*-Arten wohl mit Sicherheit vorauszusehen sein.

1) Bei seiner speziellen Beschreibung von *E. spirogyra* erwähnt Klebs ausdrücklich (l. c. p. 78), dass bei der typischen Form dieser Spezies „ovale bis rundlich scheibenförmige“ Paramylonkörner an Stelle der ringförmigen nicht vorkommen. An einer anderen Stelle seiner Abhandlung (l. c. p. 42) berichtet er dagegen, dass „bei dem Uebergange der *Euglena spirogyra* in den Dauerzustand“ die „grossen, ringförmigen Paramylonkörner zu anscheinend homogenen Cylindern ausgefüllt“ werden.

Aus dieser letzteren Thatsache folgert Klebs an der citirten Stelle (p. 42), dass diese Paramylonkörper, die „in der Mitte wie ausgehöhlt“ seien, „in ihrem Inneren wachsen“. Kurz vorher glaubt er aus dem constanten Vorhandensein dieser grossen Paramylonkörner den Gedanken herleiten zu können, „dass an ein und demselben Korn Lösung von Paramylonsubstanz und Neubildung derselben beständig vor sich gehe“. Leider spricht er sich aber nicht deutlich darüber aus, in welcher Weise er sich diesen letzteren Vorgang denkt, ob etwa so, dass die ringförmigen Paramylonkörner beständig „in ihrem Inneren wachsen“, während sie an ihrer Peripherie beständig aufgelöst werden. — Mir selbst will eine gleichzeitige Lösung und Neubildung von Paramylonsubstanz an diesen Körnern, in welcher Form immer sie gedacht werden mag, sehr unwahrscheinlich erscheinen, ebenso unwahrscheinlich wie bei irgend einem Amylumkorn einer grünen Pflanze.

2) Auch Klebs hat bereits eine derartige Ausbildung der Paramylonkörper beobachtet und beschrieben bei einer Form von *E. spirogyra*, „deren Beziehungen zu der typischen“ Form jedoch von ihm „noch nicht genügend klar gelegt waren“.

Ich selbst habe bisher die oben beschriebenen Individuen von *E. spirogyra*, die einzigen, die mir bisher zu Gesicht gekommen sind, nach der Beschreibung der typischen Form der *E. spirogyra* noch nicht mit Sicherheit von derselben unterscheiden können und habe deshalb die differente Ausbildung der Paramylonkörper bisher nur als Merkmal einer Standorts-Varietät aufgefasst. Es wäre jedoch vielleicht auch möglich, dass es sich hier um eine besondere Form handelte, die von der typischen (mir bisher unbekannten) *E. spirogyra* als besondere Varietät oder selbst Spezies abzutrennen wäre.



An den abgeplattet ellipsoidischen Paramylonkörpern (deren Länge etwa das Doppelte der Breite betrug) dieser Individuen aber war es mir nicht möglich, einen feinen medianen Spalt als den Rest des mittleren Ausschnitts der ursprünglichen Paramylonringe nachzuweisen. Diese Paramylonkörper erschienen vielmehr stets durchaus dicht und geschlossen. — Neben diesen grösseren Paramylonkörpern aber waren in den untersuchten Zellen andere Paramylonkörper nicht aufzufinden. Doch kommt, wie aus einer Angabe bei Klebs (l. c. p. 42) hervorgeht, auch bei *E. spirogyra* die Entwicklung zahlreicher kleiner Paramylonkörper neben den beiden grossen Körpern nicht selten vor. —

Diesen beiden letztbesprochenen Arten reiht sich dann, wie ich aus den Angaben und Abbildungen bei Stein und Klebs entnehmen zu dürfen glaube, *E. oxyuris* Schmarda durch ganz analoge Ausbildung grösserer Paramylonkörper an. Nach diesen Angaben nämlich besitzt auch *E. oxyuris* zwei Paramylonringe, die sich ober- und unterhalb des median gelagerten Zellkerns vertheilen. Nach Klebs (l. c. p. 76) kommen zuweilen auch Individuen vor, bei denen der eine Paramylonkörper „fast scheibenförmig“ ist; „bisweilen liegen beide im unteren Theile des Körpers“.

Obwohl nun Klebs diese beiden „grossen ringförmigen Paramylonkörper“ für *E. oxyuris* ausdrücklich als „charakteristisch“ bezeichnet (l. c. p. 76), bildet doch bereits Stein (l. c. Taf. 20. Fig. 5) ein Individuum dieser Spezies ab, dem jene Ringe fehlen, dem an deren Stelle „seifenstückartige Paramylonkörper“ in grösserer Anzahl eingelagert sind. Dazu erwähnt Stein (l. c. p. 146) ausdrücklich, dass er „nicht selten statt der gewöhnlichen zwei grossen Paramylonkörper mit Centralhöhle<sup>1)</sup> eine grössere Anzahl kleinerer, ganz homogener, stabförmiger Paramylonkörper“ angetroffen habe, die, wie er glaubte annehmen zu dürfen, durch Zerfall der grösseren entstanden waren.

1) Stein betrachtet auch hier, wie bei *Phaeus pleuronectes*, die grossen Paramylonringe als hohlkugelige Körper, denen er „eine grosse, lichtere, augenscheinlich mit weicherer Substanz erfüllte Centralhöhle“ zuschreibt. Aller Analogie der oben beschriebenen Formen gemäss aber dürfte diese Auffassung wohl nicht zutreffend sein.



Ich selbst habe mich bisher leider vergeblich bemüht, *E. oxyuris* (eine Spezies, die doch für mich ein ganz besonderes Interesse darbietet) aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Unter Berücksichtigung der Analogieen, die mir die zuletzt beschriebenen Formen von *Phacus* und *Euglena* darbieten, glaube ich jedoch gleichwohl mit ziemlicher Sicherheit die Angaben der genannten Autoren dahin zusammenfassen zu dürfen, dass bei *E. oxyuris* gewöhnlich zwei grössere Paramylonkörper von Gestalt ovaler Ringe<sup>1)</sup> oberhalb und unterhalb des Zellkerns (wahrscheinlich) auf der Bauchseite des Zellkörpers zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht eingeschaltet sind, neben denen die Ausbildung kleinerer Paramylonkörper auf der Innenseite der Chlorophyllschicht sehr zurücktritt; zuweilen aber unterbleibt die Ausbildung jener Ringe längere Zeit oder auch vollständig, und dann werden auf der Innenseite der Chlorophyllschicht mehr oder minder zahlreiche kleinere Paramylonkörper von seifenstückartiger oder stabförmiger Gestalt entwickelt.

Die kreisrunden Paramylonringe der oben beschriebenen *Phacus*-Arten waren bei den zuletzt besprochenen Euglenen, der beträchtlicheren Längsstreckung des Zellkörpers entsprechend, von Anfang an zu ovaler bis länglicher Gestalt gedehnt. Die Längsdehnung der ursprünglichen ersten Anlage der Paramylonringe kann aber in anderen Fällen noch viel weiter gehen. Aus dem elliptischen Ringe kann durch weitere Längsdehnung ein ganz schmaler langgestreckter Körper werden, an dem nur noch ein schmaler mittlerer Spalt an die typische Ringgestalt erinnert. Oder es kann auch dieser Spalt selbst schliesslich ganz wegfallen, aus dem Ringe ein schmales, etwas abgeplattetes Stäbchen werden, an dem nur zuweilen eine wulstartige Verdickung der Seitenränder an die typische Ringstruktur erinnert. Alsdann erscheinen die Paramylonkörper von Anfang an als schmale, etwas abgeplattete Stäbchen.

1) Diese ovalen Paramylonringe sind den vorhandenen Abbildungen zufolge mehr oder weniger stark zu länglicher Gestalt gedehnt (z. B. Stein l. c. Taf. 20. Fig. 4). Zuweilen erscheinen sie sehr langgestreckt und schmal wie in der Abbildung bei Carter (Ann. and Mag. Nat. Hist. II ser. vol. 18. (1856) Taf. 6. Fig. 87) (unter der offenbar irrthümlichen Benennung *E. spirogyra* Ehrbg. resp. *E. geniculata* Duj. [vergl. Stein l. c. p. 143]).

Die Entwicklung dieser letzteren Form der Paramylonkörper habe ich am eingehendsten bei *Euglena acus* Ehb. verfolgen können.

Bei dieser *Euglene* (Taf. I. Fig. 1) fand ich in dem untersuchten Materiale Paramylonkörper in sehr wechselnder Anzahl ausgebildet. In den meisten Individuen waren mehrere grössere, langstabförmige Paramylonkörper entwickelt; in manchen Zellen aber fanden sich neben den grösseren Paramylonstäben auch noch kürzere in wechselnder Anzahl; in anderen körnerreicheren Zellen endlich traten dazu noch mehr oder minder zahlreiche ganz kurze Stäbchen hinzu. —

Die Entwicklung dieser letzteren Stäbchen war am leichtesten festzustellen. Die jüngsten derselben erschienen in Gestalt dünner länglicher Scheibchen mit deutlich verdicktem Rande einzelnen Chlorophyllscheibchen auf der Innenfläche oder an den Seitenrändern angelehnt, so zwar, dass sie entweder mit ihrer ganzen Länge, die der Breite der Chlorophyllscheibchen ungefähr gleich kam, dem Chlorophyllscheibchen anlagen oder mit dem einen Ende über den Rand desselben hervorragten. Aeltere Paramylonscheibchen waren deutlich verdickt, die ursprüngliche Verdickung der Ränder des langgestreckten Scheibchens ausgeglichen oder doch unkenntlich geworden, das langgestreckte Scheibchen zu einem etwas abgeplatteten Stäbchen geworden. Solche Stäbchen aber lagen zum Theil noch den Chlorophyllscheibchen auf der Innenseite an, zum Theil jedoch fanden sie sich in dem farblosen Plasma der Zellmitte vertheilt.

Die grösseren Paramylonstäbchen zeigten eine sehr wechselnde Länge. Bald erreichte dieselbe nur das Doppelte der Länge des Durchmessers der Chlorophyllscheibchen, bald übertrafen die Stäbchen an Länge diesen Durchmesser um das 4—5fache. Diese wechselnde Länge aber war sowohl an den dünneren, als auch an den dickeren Stäbchen zu beobachten, und daraus folgt denn wohl mit Evidenz, dass die längeren Stäbchen nicht durch Längenwachsthum aus den kürzeren hervorgehen, sondern dass auch hier wie bei den früher besprochenen Arten die Paramylonkörper in sehr wechselnder Länge angelegt werden und nachträglich im Wesentlichen nur in die Dicke zunehmen, während die Längenzunahme derselben nur unbedeutend ist.

Die dünnsten Stäbchen, die ich demgemäss für die jüngsten Stadien dieser Paramylonstäbe halte, fand ich nun fast ausnahmslos den Chromatophoren der Chlorophyllschicht angelehnt. Auf der Aussenseite der Chlorophyllschicht habe ich diese dünnen Stäbchen niemals bemerkt. Sehr häufig aber lagen sie der Innenseite derselben an, genau der Längsachse der Zelle entsprechend orientirt oder nur wenig schräg gegen dieselbe geneigt. Sehr häufig auch fand ich sie in der Ebene der Chlorophyllschicht selbst in eine entsprechende längliche Spalte dieser Chlorophyllschicht eingefügt (Taf. I. Fig. 2). Im ersteren Falle waren sie je nach ihrer Länge einer geringeren oder grösseren Anzahl von Chlorophyllscheibchen auf der Innenseite angelagert; in dem letzteren Falle aber wurden sie auf beiden Längsseiten von einer entsprechenden Anzahl von Chlorophyllscheibchen berührt und waren dadurch einer um so viel grösseren Zahl solcher Scheibchen angelehnt. Nur sehr selten waren solche dünnen feinen Stäbchen in dem farblosen Plasma der Zellmitte vertheilt.

Die schmalsten Stäbchen, die ich auffand, erschienen als ganz schmale, dünne, abgeflachte Stäbe ohne irgend eine Andeutung geringerer Dicke des mittleren Abschnittes. Daneben fanden sich etwas breitere, aber ebenfalls sehr dünne Stäbchen (die ich gleichfalls für jüngste Entwicklungsstadien von Paramylonstäbchen halten möchte), deren Rand stärker verdickt war als die Mitte und sich ziemlich deutlich gegen dieselbe absetzte. Aeltere Stäbchen waren sämmtlich ein wenig verbreitert und namentlich verdickt; an diesen aber trat fast überall in der Flächenansicht die Randzone durch grössere Dichte der Substanz gegen die Mitte deutlich hervor.

An diesen dickeren Stäbchen vermochte ich, abgesehen von der erwähnten grösseren Dichte der Randzone, die in der Flächenansicht der Stäbchen fast überall deutlich hervortrat, von einer inneren Differenzirung der Substanz nichts sicheres zu erkennen. Doch zweifle ich nicht daran, dass eine solche Differenzirung vorhanden ist, entsprechend dem schichtenweisen Appositions-Wachsthum, durch welches diese Stäbchen meines Erachtens sich verdicken. Eine Andeutung dieser inneren Differenzirung der Substanz aber wird auch dadurch dargethan, dass bei Anwendung von Kalilauge das Verquellen stets zuerst die Mitte der Flächenansicht ergreift und 'das



Stäbchen zu einem langgedehnten Ringe umwandelt, der dann von innen heraus immer weiter gegen den äusseren Rand hin abschmilzt.

Diese dickeren älteren Stäbchen fand ich zu einem grossen Theil in derselben Stellung wie jene dünneren Stäbchen, namentlich waren dieselben vielfach der Chlorophyllschicht auf der Innenseite unmittelbar angeschmiegt. Andererseits aber fanden sich auch sehr viele dieser dickeren Stäbchen in dem farblosen Protoplasma der Zellmitte vertheilt und hier in jeder beliebigen Stellung, welche der vorhandene Raum des langgestreckt cylindrischen Zellkörpers gestattete, orientirt.

Alle diese thatsächlichen Befunde aber glaube ich durch die Annahme zusammenfassen zu dürfen, dass auch hier die Ausbildung der Paramylonkörper auf die Chromatophoren zurückzuführen ist. Die kleinsten Paramylonstäbchen werden einfach von einzelnen Chlorophyllscheibchen angelegt und verdickt. Die grösseren und grössten Stäbchen aber, die in gleicher Weise der Chlorophyllschicht ihren Ursprung verdanken, unterscheiden sich von den kleineren nur dadurch, dass eine bald geringere, bald grössere Anzahl von Chlorophyllscheibchen an ihrer Bildung sich betheiligt. Eine Reihe benachbarter Chlorophyllscheibchen formt zunächst ein dünnes feines Paramylonstäbchen und verdickt dann dasselbe mehr oder weniger ausgiebig, bis die Bewegungen des Zellplasmas das Stäbchen ablösen und fortführen, damit dasselbe entweder in dem farblosen Plasma der Zellmitte aufgebraucht werde oder, aufs Neue der Innenseite der Chlorophyllschicht angelehnt, durch die berührten Chlorophyllscheibchen aufs Neue eine weitere Verdickung erfahre.

Wie schon erwähnt, sind die dünnen feinen Stäbchen, die Anfangsstadien der dickeren Stäbchen, im Allgemeinen der Längsachse der Zelle entsprechend in der Chlorophyllschicht gerichtet. In der That würde ja auch eine andere Stellung derselben, z. B. eine Stellung senkrecht zu dieser Längsachse, bei der geringen Weite des langcylindrischen Zellkörpers nothwendigerweise die Bildung vollständig gebogener Stäbchen zur Folge haben, während doch die ausgebildeten Paramylonstäbchen bei *E. acus* durchweg gerade gestreckt sind. Doch finden sich zuweilen bei dieser Spezies, namentlich unter den längsten Stäbchen, auch solche, welche nicht völlig gerade sind, sondern eine

lokale Biegung oder Knickung aufweisen, die, wenn auch meist nur unbedeutend, doch deutlich erkennbar hervortritt. Ihre Entstehung glaube ich ohne Bedenken auf eine etwas abweichende Anordnung der erzeugenden Chlorophyllscheibchen, die nicht in eine regelmässige gerade Reihe geordnet sind, zurückführen zu dürfen. —

In seiner Monographie der Euglenaceen erwähnt Klebs bei der Diagnose von *Euglena acus*: „Paramylonkörner gross stabförmig“, ohne über die Anzahl und Anordnung derselben eine nähere Angabe zu machen. Die Abbildung der hyalinen Varietät von *E. acus* (l. c. Taf. II. Fig. 10) zeigt eine grössere Anzahl von Paramylonstäbchen wechselnder Grösse im Inneren des Zellplasmas vertheilt, in ähnlicher Weise wie dies soeben für die typische chromatophorenhaltige Form von *E. acus* beschrieben ward. Die Abbildung der typischen Form selbst bei Klebs aber zeigt je ein grosses stabförmiges Paramylonkorn ober- und unterhalb des Kernes, der die Mitte der Zelle einnimmt, ganz wie bei der zuvor beschriebenen *E. tripteris*.

Diese Zweizahl der Paramylonkörper mag nun vielleicht eine zufällige Eigenthümlichkeit des betreffenden Individuums gewesen sein. Allein es ist ebenso möglich, dass dieser Spezialfall auch in ganz anderer Weise sich erklärt. Die gesammte Ausbildung des Zellkörpers entfernt die vorliegende Spezies gar nicht allzu weit von *E. spirogyra* und *E. oxyuris*. Es wäre möglich, dass auch die Ausbildung des Paramylons bei *E. acus* in analoger Weise erfolge wie bei jenen Arten, dass nämlich auch bei *E. acus* entweder zwei grosse stabförmige Paramylonkörper an bestimmten Orten des Zellkörpers, zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht eingeschaltet, ausgebildet werden, während im Inneren der Zelle längs der Innenseite der Chlorophyllschicht nur wenige kleine Paramylonkörner zur Entwicklung gelangen, oder die Ausbildung jener grossen, bestimmt lokalisirten Paramylonkörper unterbleibt, dafür aber auf der Innenseite der Chlorophyllschicht zahlreiche kleinere Paramylonstäbe wechselnder Grösse entstehen.

Ja ich glaube auf Grund der Analogie der genannten *Euglena*-Spezies eine solche wechselnde Ausbildung des Paramylons bei *E. acus* für sehr wahrscheinlich halten zu sollen. Die Individuen von die ich selbst beobachten konnte, wiesen nur Paramylon-



körper der letztgenannten Ausbildungsweise auf; die erwähnte Ausbildung bei Klebs aber scheint mir durch die Grösse und regelmässige Vertheilung der beiden Paramylonstäbe sehr lebhaft auf eine Ausbildung des Paramylons in ersterer Weise hinzudeuten.

Die eben beschriebene *E. acus*<sup>1)</sup> besitzt, wie Klebs bereits angiebt, nur „sehr geringe“ Metabolie des Zellkörpers. Eben dasselbe ist auch der Fall bei den zuvor erwähnten Arten *E. tripteris*, *E. spirogyra* und *oxyuris*. Dabei erscheint es dann möglich, dass die bestimmt lokalisirten grösseren Paramylonkörper zwischen Chlorophyllschicht und Zellhaut ziemlich unverändert an ihrer Stelle verbleiben. Bei lebhaften Umgestaltungen des ganzen Zellkörpers, wie sie so manchen anderen Euglenen eigen sind, ist jedoch eine solche constante Stellung weniger grösserer Paramylonkörper zwischen Chlorophyllschicht und Zellhaut kaum möglich oder doch wenigstens sehr unwahrscheinlich. Bei lebhaft metabolischen Formen, die sonst in der Ausbildung des ganzen Zellkörpers den letztbesprochenen Arten sich enge anschliessen, dürfte deshalb die Ausbildung solcher bestimmt lokalisirter, äusserer Paramylonkörper sehr zurücktreten oder ganz unterbleiben, die Ausbildung von Paramylonkörpern sich auf die Entwicklung zahlreicher Ringe oder Stäbe verschiedener Grösse im Inneren der Chlorophyllschicht beschränken.

So erscheint nun in der That die Ausbildung des Paramylons bei *Euglena* dieses Ehbgs.

Die typische Form dieser Spezies besitzt nach Klebs (l. c. p. 73) kleine, kurz cylindrische bis oblonge Paramylonkörner. In dem Materiale, das ich selbst untersuchen konnte, trat jedoch die Bildung der-

1) Mit der beschriebenen *E. acus* kann aber die Varietät *β. mutabilis* Klebs nach der ganzen Beschreibung und Abbildung, die Klebs davon giebt (l. c. p. 79), wohl kaum spezifisch vereinigt werden. — Mich selbst erinnert diese Form ausserordentlich an die oben (p. 37) beschriebene *E. mutabilis*. Nach der Stellung, die Klebs dieser Form anweist, muss aber die Chlorophyllschicht derselben aus zahlreichen kleinen pyrenoidfreien Chlorophyllscheibchen bestehen, was bei meiner *E. mutabilis* entschieden nicht der Fall ist. Dieser Umstand hindert mich daher, diese Varietät *β. mutabilis* Klebs direkt mit *E. mutabilis* zu vereinigen, der sie sonst ausserordentlich ähnlich erscheint. — Oder sollte gleichwohl *E. acus β. mutabilis* Klebs auch im Bau der Chlorophyllschicht mit *E. mutabilis* übereinstimmen und dann mit dieser wirklich identisch sein?



artiger kleiner Paramylonkörner sehr zurück hinter der Entwicklung einzelner oder mehrerer grösserer Paramylonstäbe, die fast in sämtlichen Individuen in mehr oder minder reicher Ausbildung vorhanden waren<sup>1)</sup>. In zahlreichen Individuen fehlten neben diesen dickeren, längeren, meist geraden, nur zuweilen etwas gebogenen Stäbchen die kleinen Paramylonkörner gänzlich, in anderen fanden sie sich bald in geringerer, bald in grösserer Anzahl in Gestalt ganz kleiner Ringe oder Scheibchen von ovalem bis länglichem Umriss, die in anderen Individuen wieder zu kurzen abgeflachten Stäbchen verdickt waren. — In anderen Fällen endlich erfolgt, wie die erwähnte Angabe von Klebs lehrt, die Ausbildung der kleinen Paramylonkörner in sehr viel reichlicherem Maasse, während die Entwicklung grösserer Paramylonstäbe sehr zurücktritt oder vollständig unterbleibt<sup>2)</sup>.

Die untersuchte Form von *E. deses* (Taf. I. Fig. 10) erwies sich ziemlich lebhaft metabolisch. Durch diese metabolischen Umgestaltungen des ganzen Körpers aber werden natürlich sehr leicht die Paramylonkörper von ihrer ursprünglichen Bildungsstätte abgelöst und fortgeführt. Dadurch erklärt sich dann sehr einfach, dass hier die Feststellung der Entwicklungsgeschichte der Paramylonstäbe sehr erschwert ist. Die verschiedensten Entwicklungsstadien dieser Stäbe, die jüngsten sowohl, als auch die ältesten, fanden sich in dem untersuchten Materiale in der verschiedensten Stellung in dem farblosen Plasma der Zellmitte vertheilt oder den wandständigen Chlorophyllscheibchen angelehnt. Es lässt sich deshalb hier nicht, wie in den früher besprochenen Fällen, aus der constanten Lagerung der jüngsten Paramylonkörper längs der Oberfläche der Chromatophoren

1) Ein ganz ähnliches Verhalten zeigen die Individuen von *E. deses*, die Stein (l. c. Taf. 20. Fig. 14—16) abgebildet hat.

2) Bei seiner Beschreibung der typischen Form von *E. deses* sagt Klebs: „Paramylonkörner klein, kurz cylindrisch bis oblong“. Bei der Beschreibung einer Varietät von *E. deses* aber erwähnt er „mehrere grosse, stabförmige Paramylonkörner“, „wie sie bei der Hauptform nicht gewöhnlich vorkommen“, sodass also auch in dem Materiale, das Klebs vorgelegen hat, solche grösseren Paramylonstäbe zuweilen auftraten.

Diese verschiedene Ausbildung des Paramylons möchte ich hier, ebenso wie in den früher erwähnten ähnlichen Fällen nur für eine Folge der äusseren Verhältnisse halten und demgemäss die Formen mit verschieden gestalteten Paramylonkörpern nur als Standorts-Varietäten betrachten.

mit grosser Wahrscheinlichkeit der Schluss herleiten, dass diese Paramylonkörper von den Chromatophoren erzeugt und ausgebildet werden. Allein ich vermochte andererseits auch nicht, ein Moment ausfindig zu machen, das gegen die Uebertragung dieser Entwicklungstheorie auch auf die Paramylonstäbe der vorliegenden Spezies Einspruch erhöhe, da durch die erwähnte ausserordentlich ausgiebige Metabolie des ganzen Zellkörpers die inconstante Lagerung der Paramylonstäbe ja hinreichend erklärt wird. Ich glaube deshalb, auch für die Paramylonstäbe dieser Spezies die gleiche Entwicklungsweise wie bei *E. acus* annehmen und die Anlage und Weiterbildung derselben den Chlorophyllträgern zuschreiben zu dürfen.

Die Entwicklung der einzelnen Paramylonstäbe aber lässt sich bei dieser Spezies mit Bestimmtheit auf dünne schmale Ringreifen zurückführen, die ausserordentlich stark in die Länge gedehnt sind. Diese erscheinen in sehr wechselnder Länge, bald nur wenig länger als der Durchmesser der Chlorophyllscheibchen, bald bis zur doppelten Länge dieses Durchmessers gedehnt. Die Längsstreckung des Ringreifens ist dabei eine so ausgiebige, dass derselbe die Gestalt eines Paares paralleler dünnster Stäbchen, die an ihren Enden durch kurze Bogenstücke verbunden sind, annimmt. — Allmählich werden diese Ringreifen immer stärker verdickt. Bei diesem Dickenwachsthum aber wird sehr bald die mittlere Spalte geschlossen, aus dem langgestreckten Ringe wird ein abgeflachtes Stäbchen, das schliesslich zu einem ziemlich dicken, stabförmigen Paramylonkörper heranwachsen kann. —

Analog gestaltete Paramylonkörper beschreibt ferner Klebs bei einer Form von *Euglena*, die er als Varietät  $\beta$  *intermedia* zu *E. deses* rechnet, eine Form, die wohl besser als selbständige Spezies aufgeführt würde<sup>1)</sup>. Nach der Beschreibung, die Klebs (l. c. p. 73) von dieser Form entwirft, finden sich bei derselben einzelne sehr grosse, langstabförmige Paramylonkörper, die sich zu mehreren oberhalb und unterhalb des central gelagerten Zellkerns vertheilen. In welchem Verhältnisse jedoch diese Paramylonstäbe zur Chlorophyllschicht stehen, darüber fehlt leider jede nähere Angabe.

---

1) Vgl. oben p. 39.



Zuletzt sei hier noch die Gestaltung des Paramylons von *E. Ehrenbergii* Klebs kurz besprochen.

Bei dieser ganz ausserordentlich metabolischen Spezies von *Euglena* kleidet eine mehr oder minder dicht geschlossene Schicht von kleinen rundlich-eckigen Chlorophyllscheibchen die ganze Körperoberfläche aus. Im Inneren dieser Chlorophyllschicht fand ich bei den untersuchten Individuen sehr zahlreiche Paramylonkörper ausgebildet. Dieselben lagen zum Theil den Chlorophyllscheibchen dicht an, zum Theil waren sie in den verschiedensten Abschnitten des farblosen Protoplasmas der Zelle ganz regellos vertheilt. Ganz junge und dünne Paramylonkörper waren darunter nicht mehr aufzufinden. Sämmtliche Paramylonkörper bildeten vielmehr verdickte linsenförmige Scheiben von kreisrundem, ovalem oder länglichem Umriss (seifenstückartige Körper) ohne erkennbare Andeutung eines centralen Kanales oder einer Spalte. Die Grösse derselben war dabei eine sehr wechselnde; bei den grössten, die ich beobachtete, betrug die Länge etwa das Dreifache der Breite eines Chlorophyllscheibchens.

Nach Klebs finden sich bei dieser Spezies, deren Paramylonkörner überhaupt „in mannigfaltigen Gestalten“ ausgebildet zu sein pflegen, ausser den beschriebenen Formen noch besonders charakteristische „sehr dünne, langstabförmige, oft knieförmig gebogene“ Paramylonkörper, analog wie solche nach der obigen Darstellung auch gelegentlich bei *E. acus* zu finden sind. Solche Paramylonkörper habe ich an dem Materiale, dem die eben beschriebenen Thatsachen entnommen sind, vergebens gesucht. Wohl aber fand ich einmal bei einzelnen Individuen von *E. Ehrenbergii*, die ganz vereinzelt unter anderen *Euglena*-Formen auftraten, neben den scheibenförmigen Gestalten des Paramylons auch dickere und dünnere, zum Theil sehr dünne, längere Paramylonstäbchen. Die Ausbildung solcher Stäbchen dürfte daher wohl bei der vorliegenden Spezies je nach dem Standorte oder anderen äusseren Einflüssen wechseln.

Für die Entwicklung dieser verschieden gestalteten Paramylonkörper aber war an dem untersuchten Materiale dieser Spezies nichts genaueres festzustellen.



Ueberblickt man nun vergleichend die gesammte Reihe der bisher besprochenen Euglenaceen mit pyrenoidfreien Chromatophoren, so erscheint zunächst bei denselben die Ausbildung des Paramylons als eine sehr wechselnde. Die Paramylonkörner dieser Arten erweisen sich sehr verschieden sowohl an Grösse, als auch in ihrer speziellen Gestaltung.

Was zunächst die Grösse der entwickelten Paramylonkörner betrifft, so finden sich bei den besprochenen Arten meist Körner der verschiedensten Grössen neben einander. Allein bei der Mehrzahl der Arten lässt sich doch eine Unterscheidung von wenigen Grosskörnern und mehr oder minder zahlreichen Kleinkörnern bestimmen durchführen. Die ersteren erscheinen in der Zelle ganz bestimmt lokalisiert und zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht eingeschaltet. Die letzteren sind in der Zelle Anfangs stets der Chlorophyllschicht auf der Innenseite angelagert und werden späterhin vielfach in den verschiedensten Abschnitten des farblosen Protoplasmas vertheilt. In manchen Fällen sind Grosskörner und Kleinkörner in der Grösse sehr wesentlich different (z. B. *Ph. ovum*); in anderen Fällen aber variiert die Grösse der Kleinkörner zwischen ziemlich weiten Grenzen, die grössten Kleinkörner reichen sehr nahe an die Grosskörner selbst heran (z. B. *Ph. teres*). Bei den meisten Arten aber zeigt sich eine gewisse Correlation in der Ausbildung von Grosskörnern und Kleinkörnern: bei reichlicher Ausbildung der ersteren treten die Kleinkörner an Menge und ausgiebiger Verdickung sehr zurück, andererseits aber geht einer sehr reichlichen Ausbildung der Kleinkörner gewöhnlich eine sehr geringe Ausbildung oder ein vollständiges Fehlen der Grosskörner zur Seite. Bei einigen Arten (*E. Ehrenbergii*, *deses*) sind Grosskörner bisher überhaupt noch nicht beobachtet worden. —

Sehr mannigfaltig erscheint weiterhin die gesammte Gestaltung der Paramylonkörper. Von ganz kleinen ovalen bis länglichen Scheibchen finden sich alle Uebergänge zu ziemlich dicken linsenförmigen Körpern mit kreisrundem, ovalem oder länglichem Umriss. Stabförmige, seitlich abgeflachte Gestalten der verschiedensten Grösse (gerade oder zuweilen auch gebogen oder eingeknickt) wechseln mit kreisrunden, ovalen oder länglichen Ringen mit engem oder weitem mittleren Ausschnitt. In anderen Fällen handelt es sich um

grosse kreisrunde flache Scheibchen oder kurze durchbohrte Cylinderstücke mit wechselnder Ausbildung der gerundeten Aussenfläche. Kurz die Gestaltung aller dieser Paramylonkörper im ausgebildeten Zustande ist eine sehr verschiedene<sup>1)</sup>.

Alle diese Gestalten aber lassen sich zurückführen auf die Grundform eines einfachen Ringes. Bei zahlreichen der genannten Paramylonkörper besitzt in der That auch die erste Anlage die Gestalt eines kreisrunden, ovalen oder länglichen Ringes mit mehr oder minder grosser Weite des mittleren Ausschnittes und mit sehr wechselnder Breite des Rahmens. In einzelnen Fällen ist der Ring, der die erste Anlage des Paramylonkörpers darstellt, so stark in die Länge gedehnt, dass eigentlich nicht mehr von einem Ringe die Rede sein kann; der Ring ist zu einem Paare paralleler Stäbe, die an den Enden verbunden sind, ausgereckt worden. Zuweilen auch schliesst

1) Die grösseren Paramylonkörper der in Rede stehenden Euglenen haben bisher eine sehr verschiedene Deutung, zum Theil auch eine sehr verschiedene Auffassung ihrer Gestalt erfahren. Ehrenberg hatte dieselben als Samendrüsen gedeutet. Dieser Deutung widersprach Dujardin (Zoophytes. Infusoires. 1841. p. 334 ff.); doch vermochte er nicht, die Natur dieser Körper, die er mit den verschiedensten Reagentien geprüft hatte, genauer festzustellen; einmal fand er (p. 337) bei *Ph. pleuronectes* „au centre un grand disque bien transparent, à moitié entouré par une plaque marquée de zones et recourbée en arc de cercle qui paraissait être de même nature. Schmarda (Kleine Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. 1846. p. 17) erwähnt für *E. oxyuris* „2—3 durchsichtige Stellen (Samendrüsen?)“, welche in der Mitte des Körpers durch die grüngefärbte Substanz durchschimmern. Nach Perty (Zur Kenntniss kleinster Lebensformen. 1852. p. 57) ist *Ph. pleuronectes* „bald von gleichartiger grüner Masse erfüllt, bald hat er einen grossen durchsichtigen runden Fleck in der Mitte (Vakuole oder Nucleus?), bald einen grossen hellen Raum in der Mitte mit fast centralem dunkeln Kern“. Carter (Ann. and Mag. Nat. Hist. II ser. vol. 18 [1856]. p. 241, III ser. vol. III [1859]. p. 17) hat jene Körper bei *Phacus pleuronectes*, *Ph. ovum* und *Euglena oxyuris* beschrieben als hohlkugelige Körper, die auf einem früheren Entwicklungsstadium mit einer stark lichtbrechenden, ölartigen Substanz erfüllt zu sein schienen, späterhin aber einen deutlichen Kern einschlossen; er bezeichnete diese Körper als Eiweisszellen (*glair-cell*, *glairy capsuled body*), ohne über die Bedeutung derselben etwas näheres angeben zu können. Stein (l. c. p. 146) erkannte dieselben zuerst als Paramylonkörner, den kleineren Paramylonkörnern ganz analog; allein er fasste sie ebenfalls als hohlkugelige Körper auf, in deren Mitte „eine grosse, lichtere, augenscheinlich mit weicherer Substanz erfüllte Centralhöhle“ vorhanden sei. Erst Klebs (l. c. p. 40—42) erkannte, dass die ringförmigen Paramylonkörper, die „in der Mitte wie ausgehöhlt“ seien, „keine besondere Substanz in dieser Höhlung“ enthalten,



der Ring von seiner ersten Anlage an in der Mitte zusammen und stellt so eine geschlossene Scheibe von bald kreisrundem, bald ovalem bis schmal länglichem Umriss oder selbst ein schmales langes Stäbchen (*E. acus*) dar, und nur in einzelnen Fällen erinnert noch die wulstartige Verdickung der Seitenränder dieser Scheibe an die typische Ringgestalt, welche bei den in Rede stehenden Euglenaceen der ersten Anlage der meisten Paramylonkörper eigen ist.

Diese letzteren scheibenförmigen Formen führen dann hinüber zu den Paramylonkörnern der Euglenen mit pyrenoidhaltigen Chromatophoren. Bei diesen nämlich besitzt, wie früher dargethan ward, die erste Anlage der Paramylonkörner stets die Gestalt einer flachen oder gebogenen Scheibe, deren Rand nur zuweilen von Anfang an etwas stärker verdickt ist und dadurch an die Ringform der zuvor erwähnten Arten erinnert. Dagegen fehlen hier, soweit meine Beobachtungen reichen, ringförmige Anlagen der Paramylonkörner vollständig, und was an dünnen Ringen in den Zellen dieser Arten zu beobachten ist, stellt nur Auflösungsstadien älterer verbrauchter Paramylonkörper dar. —

Die ersten Anlagen der Paramylonkörper pyrenoidfreier Euglenen erscheinen im ausgebildeten Zustande stets sehr wesentlich vergrößert. Diese Vergrößerung aber stellt sich allgemein der Hauptsache nach als eine Verdickung heraus. Dagegen ist das Randwachsthum der ursprünglichen Anlagen meist kein sehr ausgiebiges, und auch die stabförmigen Gestalten nehmen nur wenig durch Längenwachsthum zu. —

Dieses Wachsthum der Paramylonkörner aber dürfte allem Anscheine nach durch Apposition neuer Substanzschichten auf die ursprüngliche Anlage erfolgen. Allerdings lässt sich hierfür aus den Thatsachen selbst ein direkt entscheidendes, beweisendes Moment nicht entnehmen. Allein alle diese Thatsachen sind mit dieser Annahme vollkommen im Einklange und lassen sich durch diese Hypothese aufs vortrefflichste erklären. —

Die Untersuchung der inneren Struktur der einzelnen Formen der Paramylonkörper hat mir bisher nur wenige Resultate ergeben. In einzelnen Fällen war an unveränderten scheibenförmigen Paramylonkörnern in der Flächenansicht eine undeutliche concentrische Streifung rings um den kreisrunden oder länglich-spaltenförmigen



mittleren Ausschnitt sichtbar geworden. Allein diese Schichtung fand ich in allen untersuchten Fällen nur äusserst schwach angedeutet, so schwach, dass ich in Anbetracht der gefährlichen Fehlerquelle, welche die Interferenz des Lichtes an den Seitenrändern des scheibenförmigen Paramylonkörpers darbietet, auf diese concentrische Streifung nur ein sehr geringes Gewicht legen möchte. Bei Anwendung schwächerer Quellungsmittel (z. B. verdünnter Schwefelsäure) sah ich zuweilen eine concentrische Streifung deutlicher hervortreten (*Ph. teres*), sodass ich diese Streifung in der That als den Ausdruck einer feineren Differenzirung der Substanz ansehen möchte. Bei Anwendung stärkerer Quellungsmittel (z. B. Kalilauge) pflegen die ganzen Paramylonkörner rasch zu verquellen; dies Verquellen aber erfolgt allgemein in ganz bestimmter und charakteristischer Art und weist dadurch ebenfalls aufs deutlichste auf eine innere Differenzirung in dem ausgebildeten verdickten Paramylonkörper hin.

Beim ersten Anblick scheint dieses Verquellen allgemein im Centrum des Paramylonkornes zu beginnen, die Mitte desselben auszuhöhlen und alsdann allmählich gegen die Peripherie fortzuschreiten. Bei genauerem Zusehen aber zeigt sich, dass der ganze mittlere Abschnitt des Paramylonkorns, der in der Flächenansicht des letzteren den mittleren Ausschnitt umgiebt, zuerst verquillt und so das ganze Paramylonkorn in einen ringförmigen (nicht hohlen) Körper verwandelt, dessen Reif durch fortschreitendes Verquellen der centralen Substanzmasse fort und fort immer dünner wird und schliesslich ebenfalls verschwindet, häufig nachdem er sich zuvor noch in mehrere dünne Reifen gespalten hat. In dem Falle, den ich am genauesten verfolgen konnte (*Ph. teres*), sah ich zuerst die Mitte der einen flachen Seite des scheibenförmigen Paramylonkörpers verquellen, dann dieses Verquellen längs des centralen Kanales gegen die gegenüberliegende flache Seite und gleichzeitig auch gegen die Peripherie des scheibenförmigen Körpers fortschreiten und schliesslich nur den äussersten Rand zurücklassen in Gestalt eines sehr dünnen Reifes, der zuletzt ebenfalls verquoll.

Dieser regelmässige Verlauf des Verquellens weist jedenfalls auf eine bestimmte innere Differenzirung der Substanz der verdickten Paramylonkörner hin. Allein zu einer genaueren Feststellung dieser inneren Differenzirung der Substanz bei den verschiedenen Formen

dieser Paramylonkörner sind doch die mitgetheilten Beobachtungen noch keineswegs ausreichend <sup>1)</sup>).

Auch durch Zerdrücken der Paramylonkörner habe ich bisher noch keine besseren Resultate erzielt. Freilich liess sich aus der Gestaltung der Bruchstücke solcher zerdrückten Paramylonkörner deutlich entnehmen, dass eine Differenzirung der Substanz im Inneren des einzelnen Paramylonkornes vorhanden sein müsse. Allein den genauen Verlauf der Schichten vermochte ich bisher auch aus solchen Zerdrückungs-Präparaten nicht zu erkennen <sup>2)</sup>).

1) Klebs ist bei der Untersuchung der inneren Struktur dieser grösseren Paramylonkörner glücklicher gewesen als ich. Nach seiner Angabe (l. c. p. 41) besitzen dieselben (wie sämtliche Paramylonkörner der Euglenen) eine „concentrische Schichtung“, die „bei den grossen, abgeflacht cylindrischen oder scheibenförmigen Körnern“ „ohne Anwendung von Reagentien sichtbar“ ist, bei Anwendung von Quellungsmitteln aber überall deutlich hervortritt. „In der Seiten- und Scheitelansicht findet man den Cylinder aus parallel aneinander liegenden Platten gebildet. Man muss sich darnach vorstellen, dass ein solches Korn aus einer Anzahl dünner, flach aufeinander liegender Platten besteht, die selbst aus concentrischen Ringen zusammengesetzt sind. Von der Peripherie nach dem Centrum nimmt in den Ringen aller Platten der Substanzgehalt ab, der Wassergehalt zu. Lässt man quellen, — so quellen die centralen Ringe sämtlicher Platten am stärksten auf und wölben sich oft stark vor, während die peripherischen Theile noch unverändert sind.“

Diese innere Struktur der Paramylonkörner, die Klebs hier beschreibt, dürfte, wenn sie sich bestätigte, der Theorie des Dickenwachstums dieser Paramylonkörner wohl ziemlich grosse Schwierigkeiten bereiten. Ich selbst habe mich aber auch von dem thatsächlichen Vorhandensein der hier beschriebenen Schichtungen nicht zu überzeugen vermocht. Was ich von analog verlaufenden Linien zu sehen vermochte, schien mir überall eine sehr verdächtige Verwandtschaft mit Interferenzlinien der Randkanten zu besitzen, sodass ich diese Linien nicht als Andeutungen der inneren Struktur zu deuten wage. Doch ist vielleicht Klebs in der Wahl des Untersuchungs-Objectes, vielleicht auch in der Güte seiner optischen Hilfsmittel vom Glücke mehr begünstigt gewesen als ich, der ich andererseits vielleicht auch zu viel Rücksicht auf die Fehlerquelle der Interferenzlinien genommen habe.

Ganz unmöglich aber war es mir trotz aller meiner Bemühungen, die feinste Differenzirung der Substanz dieser Paramylonkörner, die Klebs ausserdem noch beschreibt, zu erkennen. Nach Klebs nämlich bestehen „die Ringe, welche die Platten bilden“, „selbst wieder aus mehr und weniger dichten Stellen“, aus welchen letzteren bei der Quellung zuerst die Substanz sich löst. Leider habe ich hiervon ganz und gar nichts zu erkennen vermocht.

2) Einfache „parallel aneinander liegende Platten“, wie Klebs aus dem Verlauf der Streifung unveränderter oder gequollener Körner annimmt (vgl. vorige Anm.), stellen diese Schichten aber wohl sicherlich nicht dar, eher ungleich grosse,



Das Eine aber lässt sich auch aus diesen noch ziemlich unvollständigen Beobachtungen mit Bestimmtheit ersehen, dass nämlich alle beobachteten Thatsachen der inneren Struktur der Paramylonkörner mit der Annahme eines Appositions-Wachsthum's derselben vollkommen im Einklang sind, wenn sie auch ein solches Wachsthum keineswegs als thatsächlich zu beweisen vermögen. —

Des Weiteren zeigte sich bei allen näher besprochenen pyrenoidfreien Arten der Euglenen ein constanter lokaler Zusammenhang zwischen Paramylonkörnern und Chlorophyllschicht. Die jüngeren Paramylonkörner erschienen sämtlich den Chromatophoren theils auf der Innenseite der Chlorophyllschicht, theils auf der Aussenseite derselben dicht angelehnt. Auch von den älteren verdickten Paramylonkörnern lag stets ein grosser Theil den Chlorophyllträgern unmittelbar an, und nur ein Theil derselben war zeitweise fern von den Chromatophoren im farblosen Protoplasma vertheilt.

Diese auffallende Constanz des lokalen Zusammenhangs zwischen Chromatophoren und Paramylonkörnern musste natürlich den Gedanken nahelegen, dass dieser lokale Zusammenhang auch ein genetischer sei, dass die Paramylonkörner von den Chromatophoren angelegt und ausgebildet würden, und dass inmitten des farblosen Protoplasmas der Zelle nur solche Paramylonkörner anzutreffen seien, die von ihrer Bildungsstätte abgelöst und fortgeführt wurden und nun eine weitere Vergrösserung nicht mehr erfahren. Verbindet man diese Annahme mit der eben erwähnten Hypothese, dass die Paramylonkörner durch Apposition neuer Substanz vergrössert werden, so ergibt sich für die Entwicklung derselben die Annahme, dass dieselben von den Chromatophoren der Chlorophyllschicht (auf Kosten der eigenen Substanz) angelegt und unter fortgesetzter Apposition neuer Substanzschichten verdickt werden. Mit dieser Annahme stehen die sämtlichen beobachteten Thatsachen vortrefflich im Einklang, lassen sich sämtliche beobachteten Thatsachen sehr einfach und leicht erklären, wenn auch ein direkter Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme aus den Thatsachen selbst nicht entnommen werden kann.

uhrglasförmig gebogene und einander umfassende Scheiben; an diesen Scheiben selbst aber vermochte ich von einer concentrischen Streifung, resp. einer Zusammensetzung aus schmalen concentrischen Ringen gar nichts zu erkennen.



Dieser Einklang der beobachteten Thatsachen mit jener Annahme gilt insbesondere auch von den eigenthümlichen grösseren Paramylonkörnern. Dieselben liegen, wie im Einzelnen nachgewiesen ward, sämtlich bei ihrer ersten Anlage und ebenso während ihrer weiteren Ausbildung einer Mehrzahl von Chromatophoren an, die in gemeinsamer Thätigkeit bei der Ausbildung des einzelnen Paramylonkornes zusammenwirken, analog wie zuweilen auch an der Verdickung eines einzelnen Amylumkornes mehrere Chromatophoren zugleich sich betheiligen<sup>1)</sup>. Allein während in diesem letzteren Falle jedes einzelne Chromatophor anscheinend unabhängig thätig ist und selbständig fort und fort neue Verdickungsschichten dem entsprechenden angrenzenden Theile des Amylumkornes auflagert, sind bei der Anlage und Verdickung eines solchen grösseren Paramylonkornes die sämtlichen Chromatophoren jener Gruppe einheitlich thätig und formen durch einheitliches Zusammenwirken die erste scheibenförmige Anlage und ebenso die sämtlichen späteren Verdickungsschichten des einzelnen Kornes. — Dieses einheitliche Zusammenwirken mehrerer benachbarter Chromatophoren möchte auf den ersten Blick freilich etwas Befremdendes besitzen. Allein bei näherer Ueberlegung dürfte es doch durchaus nicht auffallend erscheinen, dass mehrere gleichartige Organe des einheitlichen Zell-Organismus (und das sind ja doch die Chromatophoren) in gemeinsamer und einheitlicher Thätigkeit zusammenwirken und ein einheitliches Paramylonkorn formen, an dem eine Zusammensetzung aus einzelnen Theilstücken als Produkten der einzelnen mitwirkenden Chromatophoren durchaus nicht nachzuweisen ist.

Auch die andere Thatsache, dass bei der Verdickung dieser grösseren Paramylonkörner die Chromatophoren keineswegs in dicht geschlossener Schicht diejenige Aussenfläche des Paramylonkornes bedecken, deren Verdickung sie durch Auflagerung neuer Substanzschichten bewirken, steht mit jener Theorie der Entstehung der Paramylonkörner nicht im geringsten im Widerspruch. Ist es ja doch auch bei den Amylumkörnern der Phanerogamen eine weit verbreitete Erscheinung, dass die Breite der Verdickungsschichten eines

<sup>1)</sup> Vgl. Schimper, Untersuchungen über das Wachsthum der Stärkekörner. Bot. Zeitung 1880. Taf. 13. Fig. 8, 13.

Kornes eine sehr viel grössere ist, als die Breite der Berührungsfläche des stärkebildenden Chromatophors; ja nicht selten werden bekanntlich bei den Amylonkörnern der Phanerogamen vollständig hohlkugelig geschlossene Verdickungsschichten von den einseitig angelagerten Chromatophoren abgeschieden. Daher kann die That- sache, dass auch die Chromatophoren der Euglenen Verdickungs- schichten der Paramylonkörner formen, die breiter, zuweilen sogar sehr viel breiter sind, als die Berührungsfläche von Chromatophor und Paramylonkorn, durchaus nichts Auffallendes, was mit jener Theorie im Widerspruch wäre, darbieten. Und ebenso wenig kann es auffallend erscheinen, dass die kleineren Paramylonkörner vielfach den einzelnen Chromatophoren, von denen sie gebildet und verdickt werden, nicht mit der ganzen Verdickungsfläche anliegen, sondern nur mit einem Theile derselben sie unmittelbar berühren, mit einem anderen Theile aber seitlich über die Chlorophyllscheibe hinausragen. —

Somit stehen die sämtlichen Thatsachen der Beobachtung vortrefflich im Einklange mit jener Hypothese, dass bei den vorliegenden Euglenen die Paramylonkörner von den Chromatophoren angelegt und durch fortgesetzte Apposition neuer Substanz verdickt werden. Zu demselben Resultate aber hatte früherhin auch die Untersuchung der Paramylonkörner der Arten mit pyrenoidhaltigen Chromatophoren hingeführt. Es ergiebt sich daher aus den mitgetheilten Untersuchungen allgemein für die Euglenen der untersuchten Gattungen *Euglena* und *Phacus* <sup>1)</sup> das Resultat, dass die

1) In der vorliegenden Abhandlung sind die beiden Gattungen *Euglena* und *Phacus* in derselben Begrenzung wie in der Monographie von Klebs noch beibehalten worden, um nicht allzu viel neue Namen hier einführen zu müssen. Allein die Selbständigkeit beider Gattungen erscheint mir mehr als zweifelhaft. Schon Klebs wies (l. c. p. 80) darauf hin, dass auf das Vorhandensein resp. Fehlen metabolischer Beweglichkeit eine rationelle Unterscheidung von *Euglena* und *Phacus* nicht begründet werden könne. Klebs glaubte aber gleichwohl die Gattung *Phacus* aufrecht erhalten zu können, „weil sie sich auch in anderen Charakteren als eine einheitliche Gruppe erweist, besonders hinsichtlich der Körperform und des Baues der Paramylonkörner“. Hierin vermag ich Klebs jedoch nicht beizustimmen, da z. B. *Euglena oxyuris* und *E. tripteris* sowohl hinsichtlich der Körperform als auch hinsichtlich des Baues der Paramy-



Thatsachen sämmtlich vortrefflich im Einklange stehen mit jener genannten Hypothese, wenn auch aus den Thatsachen selbst kein eigentlich entscheidendes Moment zum Beweise derselben zu entnehmen ist.

Eine wesentliche Stütze aber erhält diese Theorie durch den Umstand, dass durch die mitgetheilten Beobachtungen eine sehr viel grössere Analogie der Paramylonkörner und der Amylumkörner, als bisher angenommen ward, nachgewiesen werden konnte. Denn zu der grossen Analogie der physikalischen und chemischen Eigenschaften tritt nun noch die Thatsache hinzu, dass die Paramylonkörner wie die Amylumkörner<sup>1)</sup> stets in direkter Berührung mit den Chromatophoren angelegt<sup>2)</sup> und anscheinend auch vergrössert

lonkörner aufs Allernächste mit *Phacus triquetra* verwandt sind, viel näher jedenfalls, als diese Spezies selbst mit *Ph. ovum* und *Ph. teres* oder gar mit *Ph. pyrum* (die ich im Vorstehenden auch überall direkt wieder als *Euglena pyrum* Ehb. aufgeführt habe) verwandt ist.

1) Für die Amylumkörner der grünen Algen hatte ich selbst bereits in meiner Abhandlung über die Chromatophoren der Algen (p. 160 Anm. 1) ausdrücklich hervorgehoben, dass „ich bei den Algen eine Bildung ächter Stärkekörner ausserhalb der Chromatophoren niemals zu constatiren vermochte“. Neuerdings hat Schimper dieselbe Beobachtung bei den verschiedensten Pflanzen gemacht und ausdrücklich dahin sich ausgesprochen (Bot. Zeitung 1883 p. 111): „Entstehung von Stärkekörnern frei im Zellplasma habe ich nie mit Sicherheit beobachtet; und ich glaube, dass auch in den von Strasburger (Bau und Wachstum der Zellhäute 1882 p. 154) beschriebenen Fällen die Abwesenheit der Plastiden nur scheinbar sein dürfte.“ Bei meinen eigenen Untersuchungen bin ich ebenfalls bisher stets zu demselben Resultate gelangt und stimme deshalb diesen Worten Schimper's durchaus bei. Auch Arthur Meyer (Chlorophyllkorn p. 60—62) hat sich jüngst in demselben Sinne ausgesprochen.

In allen bisher genauer untersuchten Fällen hat sich somit nachweisen lassen, dass die Amylumkörner bei ihrer Entstehung stets an geformte Chromatophoren gebunden sind. Diese Thatsache drängt zu dem Analogieschluss hin, dass dasselbe Verhältniss bei allen Amylumkörnern grüner Pflanzen obwalte (vgl. jedoch weiterhin p. 113. Anm. 1).

2) Allerdings bleibt hierbei eine gewisse Verschiedenheit zwischen Paramylonkörnern und Amylumkörnern bestehen. Denn während die letzteren in der grossen Mehrzahl der Fälle im Inneren der Chromatophoren angelegt werden, entstehen die ersteren stets ausschliesslich auf der Oberfläche derselben. Allein, wie schon oben p. 52 erwähnt ward, giebt es auch eine Anzahl von Amylumkörnern der Phanerogamen (bei Algen habe ich derartige Amylumkörner bisher noch niemals beobachtet), die in gleicher Weise wie die Paramylonkörner der Euglenen bereits bei ihrer ersten Entstehung den stärkebildenden Chromatophoren oberflächlich aufgelagert sind.



werden. Bei dieser weitgehenden Aehnlichkeit der beiderlei Gebilde aber ist es nun wohl erlaubt, für die Paramylonkörner die Analogie der Amylumkörner auch in einem Punkte zu verwerthen, der bei den ersteren nicht direkt sich entscheiden lässt, während bei den letzteren eine entscheidende Beweisführung möglich ist. Nun haben aber bekanntlich die Untersuchungen von Dippel<sup>1)</sup> und Schimper<sup>2)</sup> über die Entstehung zusammengesetzter Amylumkörner zur Genüge bewiesen, dass hier die Verdickung durch Apposition neuer Substanzschichten erfolge. Und andererseits kann ja bei denjenigen Amylumkörnern, welche im Inneren von Chromatophoren angelegt und mehr oder weniger vollständig ausgebildet werden, die Entstehung der Substanz auf Kosten der Substanz der Chromatophoren durchaus nicht zweifelhaft sein. Daraus folgt, dass für die Amylumkörner (wenigstens für eine grosse Zahl derselben) die Entstehung aus der Substanz der Chromatophoren und eine Verdickung durch Appositions-Wachsthum vollständig gesichert erscheint. Bei der erwähnten grossen Analogie von Paramylonkörnern und Amylumkörnern aber muss dieser Umstand meines Erachtens für die Theorie der Paramylonkörner sehr wesentlich in's Gewicht fallen und für die obige Hypothese, durch welche, wie gesagt die beobachteten Thatsachen vortreflich sich erklären lassen, eine sehr gewichtige Stütze abgeben.

Ich glaube deshalb auf Grund der mitgetheilten Beobachtungen mit grösster Wahrscheinlichkeit die Behauptung aufstellen zu dürfen, dass, wie die Amylumkörner der grünen Pflanzen, so auch die Paramylonkörner der Euglenen von den Chromatophoren (auf Kosten ihrer Substanz) angelegt und durch fortgesetzte Apposition neuer Substanzschichten vergrössert<sup>3)</sup> werden.

---

1) Dippel, Das Mikroskop. II. Thl. 1869. p. 26.

2) Schimper, Untersuchungen über das Wachsthum der Stärkekörner. Bot. Ztg. 1881. p. 185 ff., speziell p. 217—223.

3) Betreffs dieser Vergrösserung der einmal angelegten Paramylonkörper lässt sich freilich der obige Satz nicht ohne einigen Vorbehalt aufstellen.

Wie aus der vorstehenden Darstellung sich ergibt, sind zwar in manchen Fällen nicht nur die jüngeren, sondern auch die älteren Entwicklungsstadien der Paramylonkörper ausschliesslich in unmittelbarer Nähe der Chlorophyllkörper

Durch die mitgetheilten Beobachtungen ward der Nachweis geführt, dass die Paramylonkörner der Euglenen bei ihrer ersten Entstehung stets an die Chromatophoren der Chlorophyllschicht gebunden sind und aller Wahrscheinlichkeit nach aus der Substanz derselben gebildet werden. Die gleiche Abhängigkeit von den (gefärbten oder farblosen) Chromatophoren war in jüngster Zeit auch für die Entstehung der Amylumkörner der grünen Pflanzen nachgewiesen worden. Allein hieraus darf noch keineswegs der Schluss abgeleitet werden, dass die Bildung von Amylum- oder Paramylonkörnern allgemein an die Gegenwart geformter Chromatophoren gebunden sei. Dies ist vielmehr nur der Fall bei Organismen mit geformten Chromatophoren. Bei pflanzlichen oder thierischen Organismen dagegen, denen geformte Chromatophoren fehlen, werden die Amylum- resp. Paramylonkörner direkt aus dem Protoplasma des Zellkörpers gebildet.

Dies beweisen die nächsten Verwandten der oben beschriebenen grünen Euglenen, die farblosen Flagellaten<sup>1)</sup>, von denen deshalb hier noch kurz die Rede sein soll.

finden. In anderen Fällen aber finden sich ältere Entwicklungsstadien der Paramylonkörper theils längs der Oberfläche der Chromatophoren, theils fern von den Chromatophoren inmitten des farblosen Protoplasmas vertheilt. Diese letztere Thatsache ward hier stets dahin erklärt, dass die Paramylonkörper auf den verschiedensten Stadien ihrer Entwicklung von ihrer Bildungsstätte abgelöst und in den einzelnen Abschnitten des Protoplasmas vertheilt werden, ohne daselbst weiter zu wachsen. Allein es könnte dies auch dahin zu erklären sein, dass die Paramylonkörper zwar sämtlich längs der Oberfläche der Chromatophoren (und auf deren Kosten) angelegt werden, ihre spätere Ausbildung aber theils hier, theils inmitten des hyalinen Protoplasmas (und auf Kosten seiner Substanz) erfahren. Diese letztere Annahme, die bis jetzt allerdings durch nichts widerlegt werden kann, erscheint mir jedoch weniger einfach als die erstere und ist ausserdem wenigstens auf einige Paramylonkörper der Euglenen (die Paramylonschalen der Pyrenoide, die grossen lokal fixirten Paramylonkörper vieler Phacus- und Euglena-Arten) überhaupt nicht anwendbar. Deshalb halte ich es für geboten, von dieser letzteren Annahme vor der Hand ganz abzusehen, bis dieselbe wenigstens für einen einzigen bestimmten Einzelfall direkt nachgewiesen ist, bis dahin aber ausschliesslich die erstere Erklärungsweise anzuwenden. Allein es darf dies nicht ohne einigen Vorbehalt geschehen.

1) In meiner Abhandlung über die Chromatophoren der Algen hatte ich den Satz ausgesprochen: „Vielleicht dürfte es am zweckmässigsten sein, die chromatophorenhaltigen Flagellaten von den chromatophorenfreien zu trennen, ebenso wie man Algen und Pilze trennt, und dann die ersteren einfach den Algen anzu-

In seiner Monographie der Euglenaceen hat Klebs eine ganze Reihe farbloser Formen, denen „Chlorophyll“ vollständig fehle, aufgezählt. Klebs vereinigt dieselben theils mit einzelnen Arten chromatophorenhaltiger Euglenaceen als farblose Varietäten, theils reiht

schliessen.“ Demgegenüber meint Klebs (l. c. p. 62), dass weder bei den Flagellaten noch selbst bei den Algen der „Chlorophyllgehalt“ als Unterscheidungsmittel, sei es auch nur von Spezies, dienen kann. Seiner Ansicht nach ist deshalb bei der systematischen Anordnung eine Trennung der farblosen von den grünen Formen der Euglenaceen, resp. der Flagellaten überhaupt, durchaus unzulässig.

Was zunächst den Werth des Fehlens von Chromatophoren (hiervon allein hatte ich gesprochen, nicht aber von dem Vorhandensein oder Fehlen des Chlorophylls!) als Mittel zur spezifischen Unterscheidung der farblosen Formen von analog gestalteten, chromatophorenhaltigen Arten betrifft, so dürfte die Auffassung von Klebs wohl kaum auf allgemeine Zustimmung rechnen dürfen. Ein constantes Fehlen eines morphologischen Charakters gilt ja allgemein in der Systematik als nothwendiger Anlass zur spezifischen Trennung einer Form von einer anderen, die constant im Besitze jenes Charakters ist. Dass aber die Anwesenheit resp. das Fehlen von Chromatophoren nicht zu den constanten Charakteren gehöre, das müsste doch wohl erst bewiesen werden, bevor man constant chromatophorenfreie Formen, wie *Euglena hyalina*, mit constant chromatophorenhaltigen, wie *E. viridis*, spezifisch vereinigen darf. — Zudem auch, warum gehört denn *E. hyalina* als farblose Varietät zu *E. viridis* und nicht zu *E. gracilis* oder *E. olivacea*? Wie ist ferner die chromatophorenfreie Varietät von *E. sanguinea*, die Klebs erwähnt, von einer analogen Varietät von *E. velata* oder *E. granulata* zu unterscheiden?

Etwas anders liegt die Frage, ob man solche chromatophorenfreie Arten generisch von chromatophorenhaltigen trennen soll. Da bekanntlich weder für Thallophyten, noch für Protozoen ein bestimmtes Prinzip existirt, nach dem man sich bei der Trennung der Genera zu richten hat, so erscheint die Abtrennung der chromatophorenfreen Arten als selbständige Gattung gänzlich dem sg. systematischen Takte des Monographen überlassen. Im einzelnen Fall wird man bald die Abtrennung, bald die Vereinigung für zweckmässiger erkennen müssen.

Was nun endlich die von mir angeregte Scheidung der chromatophorenhaltigen und chromatophorenfreen Flagellaten anbetrifft, so handelte es sich dabei ausdrücklich nur um eine Frage des künstlichen Systems. Ich verwies an der betreffenden Stelle (l. c. p. 14 Anm.) ausdrücklich auf die Trennung von Algen und Pilzen, und an der Stelle, an der ich diese Trennung besprach (l. c. p. 10 Anm.), hob ich speziell hervor, dass die chromatophorenfreen Pilze (und Schizophyten) „an sich noch keineswegs innerhalb eines natürlichen Systems zur systematischen Trennung von den Stammformen veranlassen“ könnten, dass aber gleichwohl diese Pilze „aus Gründen praktischer Zweckmässigkeit selbständig zusammengefasst zu werden verdienen.“ Ganz ebenso liessen sich meiner Meinung nach „vielleicht“ die Flagellaten in praktisch zweckmässiger Weise in zwei Gruppen trennen.



er sie als besondere hyaline Spezies den Gattungen der grünen Euglenaceen ein, theils fasst er sie nach dem Vorgange früherer Autoren in den besonderen Gattungen *Astasia*, *Rhabdomonas* und *Menoidium* zusammen und bildet daraus die Gruppe der

Demgegenüber bemüht sich nun Klebs, nachzuweisen, dass in dem natürlichen Systeme eine Trennung der chromatophorenhaltigen Euglenaceen von den chromatophorenfreien nicht statthaft ist (und die Durchführung dieses durchaus begründeten Bestrebens hat ihn wohl auch dazu geführt, einzelne Formen ersterer Art als Varietäten mit ähnlichen Formen letzterer Art zu vereinigen). Ich stimme ihm in dieser Frage des natürlichen Systemes vollkommen bei. Allein seiner Zeit handelte es sich für mich gar nicht um eine solche Frage, sondern um eine Frage praktischer Zweckmässigkeit, um die künstliche Trennung der flagellaten Infusorien von den Algen.

Die natürliche Systematik vermag zwischen den einfacheren grünen Algen, z. B. den Tetrasporeen, und den ciliaten Infusorien nirgends eine grössere Kluft aufzufinden, die an sich zur Aufstellung zweier grösserer Abtheilungen des Systemes nöthigte. Alle jene Organismen, die an diese Stelle des Systemes zu stellen sind, bilden kleinere Gruppen, welche sich durch einzelne, ziemlich unwesentliche Merkmale unterscheiden lassen, welche aber nirgends eine schroffe Trennung gestatten. Das natürliche System kann deshalb eine Trennung der Infusorien von den einfacheren grünen Algen als Abtheilungen zweier differenter organischer Reiche gar nicht anerkennen. — Gleichwohl aber ist aus Gründen praktischer Zweckmässigkeit, weil man einmal seit Alters gewohnt ist, die Infusorien zu den Thieren, die einfacheren grünen Algen zu den Pflanzen zu rechnen, eine Scheidung hier geboten. Eine solche Scheidung kann aber stets nur eine künstliche, d. i. eine willkürliche sein, die eben nur durch ihre praktische Zweckmässigkeit zu rechtfertigen und zu begründen ist.

Nun will ich durchaus nicht in Abrede stellen, dass man wohl noch eine zweckmässigere Trennung der Flagellaten ausführen kann als die damals von mir angeregte. Vielleicht möchte sich z. B. als Trennungsprinzip die Aufnahme geformter oder ungeformter Nahrungsmittel als zweckmässiger erweisen. Es wird sich das erst bei weiterer genauerer Kenntniss der so zahlreichen Flagellatenformen entscheiden lassen.

Klebs hat dagegen in seiner Monographie der Euglenaceen eine ganz andere Trennung vorgeschlagen, indem er die Grenze zwischen den Euglenaceen und Chlamydomonaden zur Grenze zwischen den Infusorien und Algen, somit also zwischen Thieren und Pflanzen, erhebt. Dass durch diese Grenze die beiden Gruppen der Euglenaceen und Chlamydomonaden unterschieden werden können, ist sicher richtig. Betrachtet man aber die hervorgehobenen Unterscheidungsmerkmale etwas genauer, so sind dieselben doch wirklich recht unbedeutend, jedenfalls viel zu unbedeutend, um zwei Hauptabtheilungen des natürlichen Systems zu trennen. Und ausserdem lässt sich aus Klebs' Darstellung auch gar kein eigentlich objektiver Grund erkennen, warum er statt der Grenze zwischen Chlamydomonaden und Euglenaceen nicht die Grenze zwischen Euglenaceen und Peranemeen (vielleicht dürfte gerade diese Grenze Manchem weit zweckmässiger

Astasiae als Unterabtheilung der Euglenaceen. Bei den meisten dieser Formen aber beschreibt er ausdrücklich das Auftreten mehr oder minder zahlreicher Paramylonkörner von analoger Gestaltung, wie sie bei den verschiedenen Formen der grünen Euglenaceen beobachtet werden.

Diese genannten Formen ernähren sich nach Klebs' Angabe nicht durch Aufnahme fester Nahrungsstoffe, sondern „durch Aufnahme organischer, in Wasser gelöster Substanzen“. Ihre Paramylonkörper können somit nicht von aussen aufgenommen sein, sondern müssen von dem Protoplasma der Zelle selbst gebildet werden.

Diese letztere Thatsache erscheint auf den ersten Blick etwas weniger sicher bei den Paramylonkörnern der Peranemeen, einer farblosen Flagellaten-Gruppe, welche sich den Astasien sehr nahe anschliesst, von diesen aber sich wesentlich durch die Aufnahme fester Nahrungsstoffe unterscheidet. Klebs spricht sich deshalb (l. c. p. 96) für diese letztgenannten Formen dahin aus, dass es bisher nicht zu entscheiden gewesen sei, ob die Paramylonkörner „neu gebildet oder nur als Nahrung aufgenommen worden sind“.

Weiterhin kommen ganz analoge Paramylonkörner aber auch noch anderen Formen aus den verschiedenen Gruppen der flagellaten und ciliaten Infusorien zu, wie aus den Angaben der Autoren (namentlich den prachtvollen Abbildungen bei Stein) zu entnehmen ist. Von allen diesen Körnern aber gilt das Gleiche, dass bisher nicht sicher entschieden ist, ob dieselben als Nahrungsmaterial aufgenommen oder an Ort und Stelle neu gebildet sind.

Andererseits aber finden sich hyaline Formen ohne geformte Chromatophoren auch bei denjenigen Gruppen der Flagellaten, die

---

erscheinen, da die Peranemeen nach Art der sg. höheren Thiere feste Nahrungsstoffe aufnehmen, die Euglenaceen aber wie die Pflanzen nur gelöste Substanzen) oder mit Stein die Grenze zwischen Chlamydomonaden (und Volvocaceen) und Tetrasporeen zur Grenze zwischen Infusorien und Algen erhoben hat. Eine derartige Trennung von Infusorien und Algen, resp. von Thieren und Pflanzen würde jedenfalls ebenso berechtigt sein, wie die von Klebs vorgeschlagene, da es sich hierbei überall nur um eine künstliche und damit ziemlich willkürliche Trennung handelt.

Dadurch aber erscheint die Vertheilung der Flagellaten, die Klebs vorgeschlagen hat, ebenso gut als eine willkürliche, wie die Theilung, die ich selbst als die „vielleicht“ zweckmässigste in Anregung gebracht hatte.



von Seiten der Botaniker seit längerer Zeit zu den Algen gerechnet zu werden pflegen. Dahin gehört vor Allem *Polytoma Uvella* Ehb., welche zuerst Cohn unter dem Namen *Chlamydomonas hyalina* zu den Chlamydomonaden gestellt hat. Bei diesen Formen ist bereits seit längerer Zeit das Auftreten ächter Amylumkörner beschrieben worden, während andererseits ein vollständiges Fehlen von „Chlorophyll“ hervorgehoben wird, auch neuerdings noch durch Klebs (l. c. p. 110) bestätigt worden ist.

Für die vorliegende Frage der Entstehung der Paramylonkörner resp. der Amylumkörner musste nun eine genaue Untersuchung dieser Formen von dem grössten Interesse sein. Es haben sich bis in die neueste Zeit die geformten Chromatophoren sehr vieler Algen so vollständig der Beobachtung entzogen, dass ihr Vorhandensein in zahlreichen Fällen gänzlich in Abrede gestellt ward, in denen eine genauere Prüfung in neuerer Zeit dieselben gleichwohl nachzuweisen vermochte. Daher lag der Gedanke nur allzu nahe, es möchten auch in den genannten Fällen geformte Chromatophoren, an denen die Paramylonkörner resp. die Amylumkörner entstehen, wirklich vorhanden sein, sich jedoch der Erkennung bisher vollständig entzogen haben. Speziell lag diese Vermuthung nahe bei denjenigen Formen, die in allen übrigen Merkmalen ihrer Organisation mit bestimmten Gattungen chromatophorenhaltiger Organismen so vollständig übereinstimmen, dass sie diesen Gattungen als hyaline Spezies zugezählt werden konnten. Ganz besonders aber musste dieser Gedanke nahegelegt werden durch die zahlreichen Formen, die Klebs als hyaline Varietäten der verschiedensten Euglenaceen beschrieben hat, zumal er nur bei zweien dieser Formen, *Euglena hyalina* Ehb. (l. c. p. 60) und *E. curvata* Klebs (p. 80) ausdrücklich das Fehlen der Chromatophoren hervorhebt, in allen übrigen Fällen aber nur von dem Fehlen des „Chlorophylls“ redet.

Ich selbst habe nun leider bisher von den hyalinen Formen der eigentlichen Euglenaceen<sup>1)</sup> keine einzige genauer untersuchen können.

1) Ich kann jedoch nicht unterlassen, hier die Frage aufzuwerfen, ob die sämtlichen hyalinen Varietäten der Euglenen, die Klebs beschreibt, wirklich selbständige Formen sind. Aus dem Studium der grünen Algen ist mir nur allzu wohl bekannt, dass vielfach bei Individuen, die unter ungünstigen äusseren Bedingungen wachsen, die sämtlichen Chromatophoren zur Bildung von Amylum



Dafür aber war es mir möglich, verschiedene Formen der Peranemee mit Paramylonkörnern eingehender zu beobachten und vor Allen die genannte *Chlamydomonas hyalina* selbst auf die vorliegende Frage hin genauer zu prüfen. Als Resultat dieser Untersuchung aber muss ich zunächst für *Chlamydomonas hyalina* hervorheben, dass ich hier von einem geformten farblosen Chromatophor das als Stärkebildner fungiren könnte, selbst mit allen Hilfsmitteln der modernen histologischen Forschung nicht die geringste Andeutung nachzuweisen vermochte. Ein Chromatophor fehlt meines Erachtens dieser Form vollständig, ihre deutlich ausgebildeten (durch Jodlösung blau gefärbten) Stärkekörner werden frei im Protoplasma der Zelle angelegt und ausgebildet.

Dasselbe Resultat ergab mir die Prüfung der untersuchten Peranemeen. Die Paramylonkörner dieser Formen (die meines Erachtens schon durch die Art ihres Zusammenhanges mit dem umgebenden Protoplasma zur Genüge beweisen, dass sie an Ort und Stelle neugebildet, nicht als Nahrungsmaterial von aussen aufgenommen worden sind) entstehen frei im Protoplasma der Zelle, nicht an besonderen geformten Chromatophoren. Solche geformten Chromatophore sind vielmehr in keiner Weise innerhalb des Protoplasmas der Zelle zu unterscheiden, weder an lebenden Zellen, noch an gehärteten Materialien, das mittelst der verschiedensten Färbungs- und Aufhellungsmethoden präparirt worden ist.

Die Untersuchung dieser beiderlei Formen hat mich somit zu dem (wie ich gestehen muss) nicht erwarteten Ergebniss hingeführt, dass ich hier das Vorhandensein geformter Chromatophoren, die ich lange Zeit hindurch aufs Hartnäckigste aufzufinden mich bemühte

---

aufgebraucht werden, die betreffenden Zellen resp. Zellreihen vollständig farblos werden ohne erkennbare Spuren von Chromatophoren. Solche „hyalinen Varietäten“ beobachtet man nicht selten bei Arten von *Oedogonium*, *Cladophora* u. s. w. Sollten nun nicht auch einzelne (oder sogar sämtliche?) jener „hyalinen Varietäten“ der Euglenen analoger Natur sein? Bei einer dieser Formen *Ph. pleuronectes*  $\beta$ . *hyalina* weist ohnedies die Bemerkung von Klebs (l. c. p. 82), dass die Paramylonkörner „an die Stelle der Chlorophyllträger getreten“ seien, ausdrücklich auf eine solche Deutung hin. — Ich selbst beobachtete in einer Kultur von *E. mutabilis* mehrere Individuen, die fast völlig farblos waren. In etwa die hyaline Form von *E. acus*  $\beta$ . *mutabilis*, die Klebs (l. c. p. 79) beschreibt, eine ähnliche Bildung oder wirklich eine selbständige Form?

dennoch schliesslich vollständig in Abrede stellen, die Bildung von Amylumkörnern resp. von Paramylonkörnern im farblosen Protoplasma der Zelle aufs Bestimmteste behaupten muss.

Dadurch aber erscheint die Bildung von Paramylonkörnern resp. Amylumkörnern nur in den Zellen chromatophorenhaltiger Organismen an geformte (gefärbte oder farblose) Chromatophoren gebunden. Bei chromatophorenfreien Organismen aber werden die vorhandenen Amylum- und Paramylonkörner direkt aus dem farblosen Protoplasma der Zelle erzeugt und ausgebildet<sup>1)</sup>. Im ersteren Falle gehört die Ausbildung geformter Körner zu den spezifischen Funktionen

1) Diese Thatsache, dass bei chromatophorenfreien Organismen das farblose Protoplasma direkt Stärkekörner zu erzeugen vermag, legt die Frage nahe, ob nicht dennoch das farblose Protoplasma chromatophorenhaltiger Pflanzen ebenso gut Stärkekörner auszubilden vermöge, wie das farblose Protoplasma jener chromatophorenfreien Organismen. Es wäre ja denkbar, dass in der Mehrzahl der Fälle allerdings die Amylumkörner und Paramylonkörner von geformten Chromatophoren angelegt und ausgebildet würden, dass aber zuweilen in einer Zelle, deren Chromatophoren frühzeitig zur Ausbildung der Stärkekörner verbraucht worden sind, diese Stärkekörner weiterhin von dem farblosen Protoplasma fortgebildet würden. Beispielsweise legen die Eizellen der Charen (vgl. Chromatophoren der Algen p. 126, 148—149, 160 Anm. 1) diesen Gedanken sehr nahe. Ebenso wäre es auch denkbar, dass in einer einzelnen Zelle chromatophorenhaltiger Pflanzen die Chromatophoren von Anfang an vollständig fehlten und in dieser Zelle gleichwohl Stärkekörner aus dem farblosen Protoplasma selbst angelegt würden.

Die Möglichkeit solcher Vorkommnisse lässt sich Angesichts der oben dargelegten Entstehungsweise der Stärkekörner von *Chlamydomonas hyalina* durchaus nicht in Abrede stellen. Doch ist bisher noch in keinem einzigen Falle mit genügender Sicherheit der Nachweis geführt worden, dass in einer Zelle chromatophorenhaltiger Pflanzen die Chromatophoren vollständig fehlten und gleichwohl Stärkekörner ausgebildet oder auch nur weitergebildet würden. In dem angeführten Falle der Eizellen von *Chara* habe ich stärkebildende Chromatophoren nur bei der ersten Anlage der grossen linsenförmigen Stärkekörner aufgefunden, dagegen späterhin in dem Inneren dieser Zelle Chromatophoren überhaupt nicht mehr nachzuweisen vermocht. Gleichwohl aber möchte ich auch in diesem Falle das vollständige Fehlen der Chromatophoren, die ja oft auch in anderen Fällen (z. B. in den Scheitelzellen ebenderselben Charen) recht schwierig nachzuweisen sind, noch nicht für ausreichend erwiesen halten, da ja gerade in letzterer Zeit für zahlreiche Fälle das anscheinende Fehlen von Chromatophoren als ein nur scheinbares sich herausgestellt hat. Ich glaube deshalb, dass bis jetzt die Analogie der sicher aufgeklärten Fälle gebietet, die bisher noch nicht hinreichend genau aufgeklärten Fälle vorläufig denselben anzureihen und die Entstehung von Stärkekörnern aus dem farblosen Protoplasma bisher allein auf diejenigen Organismen zu beschränken, denen Chromatophoren vollständig fehlen.



der besonders ausgestalteten Organe des Protoplasmas, als welche ja die Chromatophoren sich darstellen. Im letzteren Falle dagegen, in welchem solche besonderen Organe nicht ausgestaltet sind, resp. deren Ausformung unterblieben ist, erscheint auch die genannte Funktion an das Protoplasma selbst gebunden.

Unter den Formen mit chromatophorenhaltigen Zellen aber fügen sich, wie ich in vorstehender Darstellung zur Genüge glaube nachgewiesen zu haben, auch die grünen Euglenaceen, für welche Klebs (l. c. p. 41—42) neuerdings aufs Bestimmteste die Entstehung der Paramylonkörper im Protoplasma, unabhängig von den Chromatophoren, behauptet hatte, durchaus der angegebenen allgemeinen Regel: die Entstehung und Ausbildung ihrer Paramylonkörner ist stets an die Chromatophoren gebunden<sup>1)</sup>.

### III. Die Pyrenoide der Süsswasser-Bacillariaceen.

In dem ersten Theile der vorliegenden Abhandlung ist der Nachweis geführt worden, dass die Pyrenoide der Euglenen den Chromatophoren nicht aufgelagert, sondern eingelagert sind. Dadurch erweisen sie sich in Uebereinstimmung mit den Pyrenoiden der sämtlichen, früher von mir beschriebenen Algen, bei denen ich die Py-

1) Nachträgliche Anmerkung. Erst während des Druckes der vorliegenden Abhandlung erhalte ich Kenntniss von dem kürzlich erschienenen ersten Theile der Bearbeitung der Flagellaten von Bütschli (Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. I. Protozoen. Lief. 20—25). In diesem Werke hat Bütschli auch die Organisation der Euglenen ausführlicher behandelt, theils auf Grund eigener Untersuchungen, theils auf Grund der Klebs'schen Angaben. So schliesst er sich in Betreff der Gestaltung der Chromatophoren (p. 718—719) und Pyrenoide (p. 723) einfach der Darstellung von Klebs an. Ueber die Paramylonkörner, namentlich die grösseren, aber fügt er den Angaben von Klebs noch einige weitere Beobachtungen hinzu (p. 727—730), die zum Theil mit den Angaben der vorliegenden Abhandlung übereinstimmen, zum Theil durch dieselben berichtet und erweitert werden.



renoide stets im Inneren der Chromatophoren eingeschlossen gefunden hatte. Seit der Veröffentlichung dieser meiner Beobachtungen aber ist ausser für die Euglenen auch noch für einige Bacillariaceen des süssen Wassers das Vorkommen von Pyrenoiden, welche den Chromatophoren aussen angelagert seien, behauptet worden. Es bedarf deshalb im Anschluss an die vorstehende Besprechung der Euglenen auch die Ausbildung der Pyrenoide der erwähnten Bacillariaceen einer etwas eingehenderen Erörterung.

In meiner Abhandlung über „die Chromatophoren der Algen“ (p. 37–38) hatte ich bei einer Reihe mariner Bacillariaceen Pyrenoide beschrieben, dagegen für die Formen des süssen Wassers bemerkt, dass ich bei denselben bisher Pyrenoide noch nicht aufgefunden hätte. Zu Anfang dieses Jahres theilte nun Pfitzer in einer kurzen Notiz<sup>1)</sup> mit, dass die von mir „als Pyrenoide bezeichneten dichten kernähnlichen Körper schon 1872“ von ihm „bei einigen Cymbelleen und Gomphonemeen als bestimmt geformte Massen dichterem Plasmas beschrieben und abgebildet worden“ seien. „Die intensive Tinktionsfähigkeit dieser Gebilde“ habe er freilich erst jetzt constatirt. Das Auftreten von Pyrenoiden bei den genannten Süsswasser-Bacillariaceen aber beweise zugleich, dass Pyrenoide nicht auf die Meeresformen der Bacillariaceen beschränkt seien, wie es nach meinen Beobachtungen hätte scheinen können.

Noch bevor ich diese Angabe Pfitzer's kennen lernte, hatte ich selbst Gelegenheit gehabt, mich von dem Vorkommen von Pyrenoiden bei Süsswasser-Bacillariaceen zu überzeugen, indem ich bei *Frustulia saxonica* Rabh. in den Chromatophoren Pyrenoide auffand. Ich hatte dementsprechend auch bereits eine Notiz für die französische Uebersetzung meiner Abhandlung eingesandt, infolgedessen an Stelle der Angabe des deutschen Originals (p. 38): „während ich solche Bildungen bei Arten des süssen Wassers noch niemals beobachtet habe“, die französische Uebersetzung<sup>2)</sup> die Angabe bringt: „je n'ai observé jusqu' à présent de semblables forma-

1) Pfitzer in Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. I (1883). Heft 1. pag. 47.

2) Revue des sciences naturelles de Montpellier. 3 série, tome 2. (1883). pag. 322.

tions parmi les espèces d'eau douce que chez le *Frustulia saxonica*. Von einer Identität dieser Pyrenoide von *Frustulia* und der „halbkugeligen dichten Plasmamassen zwischen Zellwand und Endochromplatten“, die Pfitzer früher für diese Spezies beschrieben hatte ich jedoch damals nichts erkannt und hatte infolgedessen in der beigelegten kurzen Beschreibung der Chromatophoren<sup>1)</sup> auch nichts davon erwähnt.

Infolge der genannten Angabe Pfitzer's habe ich nun *Frustulia saxonica* aufs Neue untersucht und habe ebenso auch die sämtlichen übrigen Gattungen von Süßwasser-Bacillariaceen, bei denen Pfitzer früher jene „dichten kernähnlichen Körper“ beschrieben hatte<sup>2)</sup>, einer genaueren Prüfung unterzogen. Bei dieser Untersuchung aber bin ich zu Resultaten gelangt, die mit der jüngsten Angabe Pfitzer's keineswegs vollständig übereinstimmen. „Die bestimmt geformten Massen dichteren Plasmas“, die Pfitzer früherhin „bei einigen Cymbelleen und Gomphonemeeen“ „zwischen Zellwand und Endochromplatte“ beschrieben und abgebildet hatte, haben zumeist mit den Pyrenoiden der betreffenden Spezies gar nichts zu thun, zum Theil entsprechen sie in der That den Pyrenoiden, liegen dann aber nicht, wie Pfitzer angegeben hatte, „zwischen Zellwand und Endochromplatte“, sondern sind im Inneren der Chromatophoren eingeschlossen.

---

Was zunächst die bereits erwähnte *Frustulia saxonica* betrifft, so finde ich bei dieser Spezies, übereinstimmend mit Pfitzer's früherer Angabe (l. c. p. 59), „zwei den Gürtelbändern anliegende Endochromplatten“, welche in „der Zellmitte von der Wand“ sich entfernen, während eine ungefähr halbkugelige hyaline Plasmamasse an dieser Stelle „zwischen Zellwand und Endochromplatte eingeschaltet“ ist (Taf. I. Fig. 26). Allein ich sehe ausserdem noch den mittleren, einwärts gebogenen Abschnitt der einzelnen Platte deutlich

---

1) Les cellules du *Frustulia saxonica* renferment deux chromatophores de la forme de la plaque du *Licmophora flabellata*; ils n'y sont pas superposés, mais placés l'un à côté de l'autre.

2) Pfitzer, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen. Bonn 1871.

verdickt<sup>1)</sup> und gegen die Zellmitte hin vorgewölbt; in der Gürtelbandansicht der Zelle aber sehe ich die einzelne Platte stets von den Enden her bis auf den mittleren verdickten Abschnitt in zwei (zuweilen drei) Lappen zerspalten<sup>2)</sup> (Taf. I. Fig. 27). Dieser einwärts gebogene, verdickte Abschnitt der Platte aber enthält im Inneren ein deutlich erkennbares Pyrenoid<sup>3)</sup>. Die mittleren Abschnitte der beiden einander gegenüberliegenden Endochromplatten aber sind untereinander durch eine breite Protoplasmabrücke verbunden, welche wie bei allen Naviculeen den einzelnen Zellkern umschliesst.

In den beiden genannten wandständigen „Plasmamassen“ zwischen Zellwand und Endochromplatten kann ich nun nichts anderes erkennen, als Abschnitte des farblosen Protoplasma-Körpers der Zelle, Abschnitte derselben Art, wie sie auch sonst vielfach in Algenzellen angetroffen werden, deren wandständige Chromatophoren-Platten lokale Einbiegungen aufweisen, wie z. B. die rinnenförmig

1) Nach Pfitzer pflügt die Endochromplatte an der eingebogenen Stelle „etwas durchbrochen zu sein, so dass die halbkugeligen Massen mit der grossen, körnigen Plasmaanhäufung“ in der Mitte der Zelle „in Verbindung stehen“. Ich selbst habe solche Durchbrechungen des eingebogenen mittleren Abschnittes der Endochromplatte jedoch niemals constatiren können.

2) Pfitzer sind diese Einschnitte in der Mittellinie der Platten keineswegs entgangen, allein er sieht in denselben den Beginn einer Längstheilung der Platten. Ich finde jedoch diese Einschnitte ganz constant in allen Endochromplatten auch selbst jüngerer Zellen und glaube deshalb, dieselben als normale Einschnitte deuten zu müssen, nicht als Anfangsstadien der Zweitheilung jener Chromatophoren.

3) In dieser Weise glaube ich jetzt am zweckmässigsten die Beschreibung der beiden Chromatophoren von *Frustulia saxonica* abfassen zu sollen. Als ich diese Spezies zuerst genauer untersuchte, fasste ich die Gestalt der Chromatophoren in die Angabe zusammen, dass jedes Chromatophor eine Doppelplatte darstelle, deren beide schmalen Platten etwas schräg gegen einander gestellt und in der Mitte durch eine kurze, etwas auswärts verschobene Brücke mit eingelagertem Pyrenoid verbunden seien. Ich suchte dadurch diese Chromatophoren an die Chromatophoren von *Licmophora flabellata* anzureihen, mit denen sie ja auch (namentlich deutlich die zweigespaltenen Platten) eine grosse Aehnlichkeit besitzen. Neuerdings aber glaube ich bei der Beschreibung dieser eigenthümlich gestalteten Chromatophoren der systematischen Verwandtschaft von *Frustulia* mit den übrigen Naviculeen (die ja meist zwei wandständige Endochromplatten an den Gürtelbandseiten besitzen) mehr Rechnung tragen zu sollen, und deshalb möchte ich jetzt die obige Darstellungsweise der früheren Beschreibung, die in der französischen Uebersetzung meiner Abhandlung zum Ausdruck gelangt ist (*deux chromatophores de la forme de la plaque du Licmophora flabellata*), vorziehen.



gebogenen Chromatophoren von *Spirogyra*. Dass sie besondere „geformte Inhaltskörper der Zelle“ darstellten, davon vermag ich mich nicht zu überzeugen; eine scharfe Abgrenzung derselben gegen das übrige Protoplasma der Zelle vermag ich nicht zu unterscheiden. Daher sehe ich in denselben einfach nur Abschnitte des Zell-Protoplasmas, Abschnitte, die, soweit ich zu erkennen vermag, auch nicht durch besondere Dichte oder durch „intensive Tinktionfähigkeit“ vor dem übrigen Zell-Protoplasma ausgezeichnet sind. Pyrenoide aber stellen diese Plasmamassen keinesfalls dar; vielmehr sind Pyrenoide bei *Frustulia saxonica* an ganz anderer Stelle und zwar im Inneren der Chromatophoren, ausgebildet. —

Der beschriebenen *Frustulia saxonica* schliesst sich nun, wie schon Pfitzer (l. c. p. 60) hervorhebt, im Bau der Einzelzellen *Colletonema vulgare* Thw. sehr nahe an. Ich fand bei dieser Spezies die Chromatophoren ganz ebenso gestaltet wie bei *Frustulia saxonica*. Die wandständigen Endochromplatten, welche mit längs verlaufenden Einschnitten in der Mittellinie den Gürtelbandseiten der Zelle anliegen, zeigen den mittleren Abschnitt etwas verdickt und gegen das Zellinnere hin eingebogen, während der dadurch gebildete Raum zwischen Zellwand und Endochromplatte von hyalinem Protoplasma ausgefüllt wird. Diese Protoplasamassen haben mit Pyrenoiden nichts zu thun, vielmehr finden sich solche Pyrenoide wie ausgebildet in Einzeln im Inneren jener verdickten und eingebogenen mittleren Abschnitte der Endochromplatten. In der „mittleren kernigen Plasmamasse“ aber, welche die Mitte der ganzen Zelle durchsetzt, ist der einzelne Zellkern eingeschlossen. —

Während nun unter den Naviculeen die beschriebenen „dichteren Plasmamassen zwischen Zellwand und Endochromplatte“ ziemlich selten sind, finden sie sich sehr verbreitet bei den Cymbelleen und sind hier bei einzelnen Formen besonders deutlich ausgebildet.

Nach Pfitzer (l. c. p. 79—80) findet sich bei den Gattungen *Cymbella*, *Cocconema* und *Encyonema* eine einzelne wandständige Endochromplatte, welche mit ihrer Mittellinie der stärker gewölbten Gürtelbandseite anliegt. In der Mitte dieser Gürtelbandseite ist zwischen Zellwand und Endochromplatte eine dichtere Plasmamasse eingeschaltet, welche hier in Gestalt eines querlaufenden Plasmabandes die ganze Breite der Gürtelbandseite einnimmt und

beiderseits noch ein Stückchen auf die Schalen hinübergreift. Diese Plasmamasse soll nun nach Pfitzer's letzter Angabe ein Pyrenoid darstellen.

Ich habe den inneren Bau der Zelle der genannten Gattungen, von denen *Cymbella* und *Coconema* meines Erachtens mit Recht neuerdings vereinigt werden, am deutlichsten und übersichtlichsten gefunden bei *Cymbella Ehrenbergii* Ktz. (Taf. I. Fig. 29–30). Bei dieser Spezies findet sich eine einzelne wandständige Endochromplatte mit ihrer Mittellinie der stärker gewölbten Gürtelbandseite anliegend. In der Mitte dieser Gürtelbandseite lehnt sich diese Endochromplatte der Zellwand nicht unmittelbar an, sondern ist nach dem Zellinneren hin eingebogen, so zwar, dass diese Einbiegung über die ganze Gürtelbandseite hinüberreicht und auch noch ein wenig auf die Schalen beiderseits hinübergreift. Bis auf diesen eingebogenen mittleren Abschnitt dringen in der Mittellinie der Platte von den Enden her zwei schmale Einschnitte vor<sup>1)</sup>, und ebenso zeigen auch die Schalenansichten der Zelle je zwei längslaufende Einschnitte der Endochromplatte, der Längslinie der Schalen entsprechend. Jener eingebogene mittlere Abschnitt der Endochromplatte weist gegen das Zellinnere hin eine weit vorspringende, fast kugelige Verdickung auf und umschliesst im Inneren dieser Verdickung ein sehr deutlich ausgebildetes, fast vollständig kugeliges Pyrenoid. Die Plasmamasse aber, welche diese Verdickung der Endochromplatte mit der gegen-

1) Pfitzer hat diese beiden längslaufenden Einschnitte in der Mittellinie der Endochromplatte in seiner Abbildung von *Cymbella gastroides* (l. c. Taf. 4 Fig. 11 gr.) ganz richtig dargestellt. Im Texte seiner Abhandlung (p. 79) deutet er diese Einschnitte jedoch als Anfangsstadien der Zweitheilung der ganzen Endochromplatte. Allein ich selbst habe diese Einschnitte hier ebenso wie bei allen analog gebauten Cymbelleen stets an sämtlichen Individuen beobachtet, auch wenn von einem Beginn der Zweitheilung an denselben noch gar nichts zu erkennen war. Ich glaube deshalb, diese Einschnitte nicht als den Anfang einer Theilung auffassen zu dürfen, sondern dieselben ebenso wie jene längslaufenden Einschnitte der Chromatophoren in der Mitte der Schalen Seiten deuten zu müssen, nämlich als normale Einschnitte der vollständig entwickelten Endochromplatte.

Ich halte somit die genannten Einschnitte für durchaus analog den oben erwähnten mittleren Einschnitten der Endochromplatten von *Frustulia saxonica* (vgl. oben p. 117. Anm. 2) und deute in ganz gleicher Weise auch die analogen Einschnitte in der Mittellinie der Endochromplatten von *Anomoeoneis* und *Gomphonema*, von denen weiterhin noch die Rede sein wird.



überliegenden Zellwand verbindet, umschliesst den einzelnen (hier etwas nierenförmig gestalteten) Zellkern.

Es ist bei dieser Spezies ausserordentlich leicht, sich mit aller wünschbaren Sicherheit davon zu überzeugen, dass jene einwärts vorspringende Verdickung des mittleren Abschnittes des Chromatophors ein Pyrenoid eingeschlossen enthält. Dieses Pyrenoid setzt sich an der lebenden Zelle deutlich und scharf durch seine lichte Färbung (resp. Farblosigkeit) gegen die umhüllende, intensiv gefärbte Chromatophoren-Substanz ab. Und ebenso lassen gehärtete Materialien den kugeligen Körper des Pyrenoids stets scharf und deutlich hervortreten, mag derselbe nun ungefärbt oder durch die charakteristischen Färbungsmittel deutlich distinkt gefärbt sein. Ein Zweifel über die Bedeutung dieses kugeligen Körpers als Pyrenoid, und zwar als eingelagertes Pyrenoid, kann hier gar nicht obwalten.

Ebensowenig aber kann hier ein Zweifel bleiben über die Bedeutung der hyalinen Plasmamasse, welche an der Stelle jener Einbiegung der Endochromplatte zwischen die Zellwand und den eingebogenen mittleren Abschnitt dieser Endochromplatte eingeschaltet ist. Die Untersuchung lebender Zellen und ebenso die Prüfung gehärteten (farblosen oder gefärbten) Materiales lässt meines Erachtens gar keine andere Deutung dieser Plasmamasse zu als diejenige eines Abschnittes des allgemeinen Zell-Protoplasmas. Eine besondere Dichte dieser Plasmamasse vermag ich nicht zu erkennen, und ebenso wenig konnte ich an derselben eine grössere Tinktionsfähigkeit als an dem übrigen Protoplasma der Zelle unterscheiden, sodass also ein Grund, diese Plasmamasse als besonderen geformten Inthaltkörper der Zelle zu deuten, durchaus nicht vorliegt. —

Ganz analog, doch allerdings etwas weniger klar und deutlich ist der innere Bau der Zelle bei *Cymbella cymbiformis* Bréb. (*Cocconema cymbiformis* Ehrbg.). Auch hier (Taf. I. Fig. 28) ist der mittlere Abschnitt der Endochromplatte, die ganz analog wie bei *Cymbella Ehrenbergii* gestaltet und in der Zelle orientirt ist, etwas einwärts gebogen, sodass zwischen Zellwand und Endochromplatte ein spaltenförmiger Raum entsteht, der quer über die Gürtelbandseite verläuft und beiderseits noch ein wenig auf die Schalenseite der Zelle hinüberreicht. Dieser Raum ist, ganz wie Pfitzer's Abbildung (Taf. 4. Fig. 11) es darthut, mit farblosem



Protoplasma erfüllt. Jener eingebogene Abschnitt der Endochromplatte ist ferner ebenfalls verdickt, sodass er deutlich in das Zellinnere hinein vorspringt, und umschliesst in seinem Inneren ein deutliches Pyrenoid. Allein diese Verdickung ist hier weit weniger ausgiebig als bei *Cymbella Ehrenbergii*, und in gleicher Weise erscheint auch das Pyrenoid, das dieser verdickte Abschnitt des Chromatophors einschliesst, weit weniger ansehnlich und von weit flacherer, zumeist abgeflacht linsenförmiger Gestalt. Dazu erweist sich dasselbe auch als weit weniger substanzreich und tritt sowohl an der lebenden Zelle als an gehärtetem Materiale weit weniger durch grössere Dichte und Lichtbrechung vor der umgebenden Chromatophoren-Substanz hervor als bei jener Spezies. Ja, es ist hier an gehärtetem Materiale vielfach gar nicht möglich, die Grenzen des Pyrenoids genau anzugeben, da die Substanz desselben ohne scharfe Grenze in die nur wenig verschiedene angrenzende Chromatophoren-Substanz übergeht. An dem Vorhandensein dieses Pyrenoids im Inneren der Chromatophoren-Substanz aber lässt die genauere Untersuchung lebenden oder gehärteten Materiales gleichwohl keinen Zweifel übrig; und ebenso zeigt auch hier die genauere Beobachtung ganz zweifellos, dass jene Plasmamasse zwischen der Zellwand und dem eingebogenen mittleren Abschnitt des Chromatophors (die durchaus nicht durch eine besondere Tinktionsfähigkeit ausgezeichnet ist) eben nur einen Abschnitt des gesammten Protoplasma-Körpers der Zelle, keineswegs aber ein Pyrenoid darstellt. —

Dieser Spezies *Cymbella cymbiformis* reihen sich nun noch einige andere Formen von *Cymbella*<sup>1)</sup> (incl. *Cocconema*),

1) Dass übrigens innerhalb der Gattung *Cymbella* zuweilen auch eine andere Gestaltung der Chromatophoren auftreten kann als bei den oben erwähnten Formen, dafür fand ich ein Beispiel in *Cymbella lanceolata* Kirchner (*Cocconema lanceolatum* Ehrbg.). Bei dieser Spezies nämlich fand ich ein einzelnes Chromatophor von der Gestalt einer langen, schmalen Platte mit vielfach eingeschnittenen Seitenrändern in der Längsachse der Zelle zwischen den Mittellinien der beiden Schalen so ausgespannt, dass die zahlreichen Lappen der Seitenränder abwechselnd nach rechts und links umgebogen und den Schalen auf der Innenseite angelagert waren. Die ganze Zelle erhielt dadurch auf den ersten Blick gegenüber den übrigen Arten derselben Gattung ein durchaus abweichendes Aussehen. Und auch dadurch unterscheidet sich diese Art von den übrigen beschriebenen Spezies von *Cymbella*, dass ihren Chromatophoren die Pyrenoide vollständig fehlen.

die ich untersuchen konnte, mehr oder weniger enge an. Bei diesen Formen war überall jene Einbiegung des mittleren Abschnittes der Endochromplatte<sup>1)</sup> deutlich erkennbar, auch war überall dieser eingebogene Abschnitt verdickt und umschloss ein linsenförmig abge-

Pfitzer (l. c. p. 80) hat die Gestaltung des Chromatophors dieser Spezies ganz anders gedeutet. Nach seiner Auffassung besitzt nämlich bei *Cocconeis lanceolatum* das Chromatophor eine ganz analoge Gestaltung wie bei den übrigen Arten der Gattung, nur zeigt dasselbe „stark zerschnittene Plattenränder, und namentlich pflegen die Längslinien“ der Schalen „durch kleine nach innen umgeschlagene Lappen der Endochromplatten dunkelbraun zu erscheinen“. Bei dem Materiale, das ich selbst untersucht habe, ward aber unzweifelhaft die genannte dunkelbraune Färbung der Längslinien durch die Profilansicht der median gestellten Platte selbst verursacht; der stärker gewölbten Gürtelbandseite, der sonst bei *Cymbella* der mittlere Abschnitt der Endochromplatte anzuliegen pflegt, fehlte hier ein wandständiges Chromatophor vollständig.

Durch diese abweichende Gestaltung des Chromatophors aber wird die vorliegende Spezies *Cymbella lanceolata* zu einem neuen Beispiel für die schon früher (Chromatophoren der Algen p. 33. Anm. 1) hervorgehobene Thatsache, dass auch bei den Bacillariaceen die Uebereinstimmung in der Gestaltung der Chromatophoren bei sämtlichen Spezies einer einzelnen Gattung zwar Regel, aber keineswegs ausnahmslose Regel ist.

1) An diesem eingebogenen mittleren Abschnitt des Chromatophors ist nicht selten bei den verschiedensten Arten von *Cymbella* und ebenso auch an den analog gestalteten Chromatophoren von *Frustulia* und anderer Bacillariaceen-Gattungen eine eigenthümliche Ausbildung zu beobachten, die noch einer kurzen Erwähnung bedarf. Jene Einbiegung der Chromatophoren-Platte erscheint in der Flächenansicht von aussen als eine kleine, verschieden gestaltete Grube. Von dem Rande dieser Grube entspringen nun öfter kleine lappenförmige Fortsätze des Chromatophors, die über diese Grube sich hinbreiten und dieselbe mehr oder weniger überdecken. Zuweilen wird dadurch diese Grube nach aussen fast vollständig abgeschlossen; und dann kann in der Schalenansicht der Zelle leicht der Anschein entstehen, als ob die farblose Protoplasma-Masse, welche Pfitzer bei *Cymbella* „zwischen Zellwand und Endochromplatte“ beschrieben hatte, wirklich ein Pyrenoid darstelle, das im Inneren der Chromatophoren-Substanz eingeschlossen sei. Eine genauere Untersuchung aber klärt leicht über die Ursache dieses Irrthums auf.

Die eben erwähnten Bildungen erinnern übrigens in ihrer ganzen Gestaltung durchaus an die dellenartigen Einbiegungen der Chromatophoren-Platten, die Pfitzer für *Surirella dentata* (l. c. Taf. 5. Fig. 2) und ich selbst (Chromatophoren der Algen p. 12 Anm. 1) für eine Spezies von *Nitophyllum* (die ich mit Unrecht als *Nitophyllum Gmelini* bezeichnet hatte, deren genauere Bestimmung aber bisher noch nicht möglich gewesen ist) beschrieben habe. In dem letzteren Falle aber hatte ich in dem eingebogenen Abschnitte des Chromatophors vergebens nach einem Pyrenoid, dessen Vorhandensein mir eben durch die Ausbildung dieser Einbiegung wahrscheinlich geworden war, gesucht.



flaches Pyrenoid. Allein diese Einbiegung war öfters nur wenig bedeutend, die Verdickung nur wenig auffallend und dementsprechend trat auch das Pyrenoid nur wenig deutlich hervor. Bei einigen anderen kleinzelligen Formen von *Cymbella* war die Einbiegung des verdickten pyrenoidhaltigen mittleren Abschnittes des Chromatophors sehr unbedeutend und kaum noch erkennbar, sodass nur die Analogie der vorher erwähnten, grösseren Arten eine besondere Berücksichtigung dieser äusserst schwachen Einbiegung veranlassen konnte. —

Die Gattung *Encyonema* fand Pfitzer (l. c. p. 79) bei seinen Untersuchungen im „Bau der primordialen Zelle“ durchaus übereinstimmend mit *Cymbella*. Ich war deshalb äusserst überrascht, als ich bei einer Untersuchung von *Encyonema prostratum* Ralfs erkannte, dass hier die einzelne Endochromplatte zwar ganz analog gestaltet, aber gerade umgekehrt orientirt ist wie bei den besprochenen Arten von *Cymbella*. Die Mittellinie dieser Endochromplatte lag nämlich nicht der stärker gewölbten, sondern der flacheren Gürtelbandseite an, und dementsprechend waren Zellkern und Pyrenoid gerade umgekehrt orientirt wie bei *Cymbella*. Die Einbiegung der verdickten Mitte der Endochromplatte war übrigens nur eine ziemlich geringe, diese Verdickung ebenfalls eine nur unbedeutende, und dementsprechend trat auch das flach linsenförmige Pyrenoid, das dieser Verdickung eingelagert war, nur sehr wenig deutlich hervor. Eine scharfe Abgrenzung dieses Pyrenoids gegen die angrenzende Chromatophoren-Substanz war an gehärtetem Materiale gar nicht möglich. —

An den kleinzelligen Formen von *Cymbella* war, wie gesagt, die Einbiegung der verdickten, pyrenoidhaltigen Mitte des Chromatophors nur sehr unbedeutend. Eine solche Einbiegung aber fehlte vollständig bei einer kleinzelligen Spezies von *Brebissonia*, die ich im Laufe des letzten Frühjahres auffand. Die einzelne Zelle dieser Spezies enthielt eine einzelne Endochromplatte, deren Mittellinie wie bei *Cymbella* der einen Gürtelbandseite anlag. Eine Einbiegung der Mitte dieser Endochromplatte an jener Gürtelbandseite war gar nicht zu erkennen, wohl aber war dieser mittlere Abschnitt deutlich ein wenig verdickt und enthielt im Inneren ein kleines, flach linsenförmiges Pyrenoid. Dieses Pyrenoid erschien sehr substanzarm und war an gehärtetem Materiale nur sehr schwierig gegen die angren-



zende Chromatophoren-Substanz abzugrenzen; allein seine Anwesenheit war gleichwohl sowohl an lebendem, als auch an gehärtetem Materiale leicht und mit Sicherheit nachzuweisen.

Die Analogie dieser genannten Spezies macht es mir nun sehr wahrscheinlich, dass der Beschreibung des inneren Baues der Zelle von *Brebissonia Böckii* (Ehrbg.) Grun., die Pfitzer (l. c. p. 76—77) giebt, die gleiche Struktur zu Grunde liegt. Nach Pfitzer besitzt die einzelne Zelle dieser Spezies eine einzelne Endochromplatte von analoger Gestalt und Orientirung wie in den Zellen von *Cymbella*, nur erscheint hier die „dichtere Plasmamasse“ zwischen Zellwand und Endochromplatte nicht als ein querlaufendes Band, sondern als ein grosser, halbkugeligter Körper. Ich selbst habe *Brebissonia Böckii* bisher noch nicht untersuchen können, doch glaube ich nicht zu irren, wenn ich annehme, dass diese grosse, halbkugelige Körper hier in der That ein einzelnes Pyrenoid darstellt, das jedoch nicht zwischen Zellwand und Chromatophor eingeschaltet, sondern im Inneren der Chromatophoren-Substanz eingeschlossen ist. Die Analogie der übrigen hier beschriebenen Bacillariaceen scheint mir diese Annahme sehr wahrscheinlich zu machen. —

Aus der letzten Cymbelleen-Gattung, die Pfitzer in seiner Darstellung noch aufführt, der Gattung *Anomoeoneis*, konnte ich die typische Spezies *A. sphaerophora* (Ktz.) Pfitzer selbst genauer untersuchen.

Nach Pfitzer (l. c. p. 78) liegt die einzige Endochromplatte, welche die Zellen dieser Spezies enthalten, mit ihrer Mittellinie der einen Gürtelbandseite an und greift mit ihren Rändern über die Schalenseiten bis auf die gegenüberliegende Gürtelbandseite hinüber. Auf den Schalenseiten schneiden zwei längslaufende Einschnitte, den Mittellinien der Schalen entsprechend, tief in die Endochromplatte ein, und dazu springt noch von dem Seitenrande her eine breite Bucht bis zur Mitte der Schale vor. An der Gürtelbandseite, welcher die Mittellinie der Endochromplatte anliegt, aber schiebt sich in der Mitte ein dichtes, querlaufendes Plasmaband, das in seiner Mitte am schmalsten ist, zwischen Zellwand und Endochromplatte ein, und diese letztere weist an dieser Stelle meist eine kleine Durchbrechung auf.

Von diesen Angaben Pfitzer's kann ich die Beschreibung der allgemeinen Gestaltung der Chromatophoren-Platte durchaus bestätigen (Taf. I. Fig. 25), nur muss ich den erwähnten Einschnitten, welche vom Rande her die Endochromplatte zertheilen, noch zwei längslaufende Einschnitte hinzufügen, welche in der Mittellinie der ganzen Platte vom Rande her ziemlich weit gegen die Mitte hin vordringen<sup>1)</sup>. Zwischen diesen letzteren Einschnitten bleibt nur ein schmaler mittlerer Abschnitt übrig, in dem ich jedoch niemals eine Durchbrechung zu constatiren vermochte<sup>2)</sup>. Dagegen fand ich diesen Abschnitt, der der Zellwand direkt anliegt, stets deutlich verdickt, und diese Verdickung erstreckte sich, an Breite wesentlich zunehmend, beiderseits bis an die Kanten, in denen Gürtelbandseite und Schalen-seite zusammenstossen, um hier noch ein wenig auf die Schalen-seiten hinüberzugreifen. An diesen Kanten aber war im Inneren der verdickten Chromatophoren-Substanz je ein linsenförmiges, etwas gebogenes Pyrenoid eingeschlossen, die beiden linsenförmigen Pyrenoide der beiden Kanten aber standen unter einander in Verbindung vermittelt eines kurzen schmalen Stranges, der im Inneren des verdickten mittleren Abschnittes des Chromatophors quer über die Mitte der Gürtelbandseite hinweg lief.

Somit kann ich also bei der vorliegenden Spezies die letzte Angabe Pfitzer's, dass jenes querlaufende „dichtere Plasmaband“, das er früher beschrieben hatte, ein Pyrenoid darstelle, vollständig bestätigen. Allein seiner früheren Angabe, dass dieses Plasmaband zwischen Zellhaut und Endochromplatte eingeschaltet sei, vermag ich nicht beizustimmen. Ich sehe vielmehr dieses querlaufende Band

1) Vgl. oben p. 119. Anm. 1.

2) Pfitzer's Abbildung Taf. 3. Fig. 10s zeigt ganz deutlich die Mitte der Endochromplatte an der einen Gürtelbandseite durchbrochen und diese Durchbrechung von einem runden Körper, dem optischen Querschnitt des dichteren Plasmabandes, ausgefüllt. Diese Zeichnung entspricht durchaus den Bildern, welche man bei Betrachtung der Schalen-seite der Zellen bei etwas tieferer Einstellung des Mikroskopes erhalten kann. Allein diese Bilder sind nur mit der grössten Vorsicht zu verwerthen, da hier die genauere Gestaltung des Chromatophors aus der Profilsicht desselben nicht mit Sicherheit zu erkennen ist. Eine genauere Untersuchung etwas schräg liegender Zellen, namentlich von gehärtetem Materiale, dessen Plasmakörper sich ein wenig contrahirt hat, gestattet jedoch, das tatsächliche Verhältniss leicht und mit Sicherheit festzustellen.

ganz deutlich dem Inneren der Endochromplatte eingelagert, ebenso wie dies bei allen bisher beschriebenen Pyrenoiden der Fall gewesen ist.

Dieses Pyrenoid aber erscheint hier in ganz eigenartiger Gestalt. Zwei flach linsenförmige, etwas gebogene Körper stehen unter einander durch einen kurzen schmalen Strang in Verbindung, ganz ähnlich wie es vielfach bei noch nicht ganz vollendeter Zweitheilung eines einzelnen Pyrenoids beobachtet werden kann. In der That glaube ich denn auch die eigenthümliche Gestalt dieses Pyrenoids als eine unvollendete Theilung, als ein Theilungsstadium, das zum Dauerstadium geworden ist, deuten zu dürfen. Die Zweitheilung des einzelnen Pyrenoids, die hier wie anderwärts der Zweitheilung der ganzen Zelle vorangeht, wird hier sehr frühzeitig begonnen, aber nur sehr langsam zu Ende geführt, sodass fast in sämtlichen freischwimmenden Einzel-Individuen das unvollständig getheilte Doppel-Pyrenoid sichtbar ist und nur kurz vor der Zweitheilung der Zelle die Zweitheilung des Pyrenoids zum Abschluss gebracht wird. —

Ausser bei den bisher besprochenen Gattungen hat Pfitzer schliesslich noch für einige Gomphonemeen „dichte Plasmakörper zwischen Zellwand und Endochromplatte“ beschrieben (l. c. p. 89). Nach seiner Angabe besitzen die Arten von Gomphonema und Sphenella eine einzelne Endochromplatte, deren Mittellinie der einen Gürtelbandseite anliegt, und in der Mitte dieser Gürtelbandseite ein einzelnes querlaufendes dichteres Plasmaband, das nach der beigefügten Abbildung (Taf. 3. Fig. 11g<sub>1</sub>, Gomphonema constrictum Ehrbg.) über die ganze Breite der Gürtelbandseite hinüberreicht.

Mir selbst ist es leider nicht möglich gewesen, die Spezies von Gomphonema, welche in Pfitzer's Abbildung (Taf. 3. Fig. 11) dargestellt ist, genauer zu untersuchen. Ich muss es deshalb dahingestellt lassen, ob das querlaufende hyaline Plasmaband, das diese Abbildung (Fig. 11g<sub>1</sub>) zeigt, dieselbe Bedeutung besitzt wie das querlaufende Plasmaband der Fig. 11. Taf. 4 (Cymbella gastroides), d. h. einer querlaufenden Einbiegung der Endochromplatte entspricht. Doch glaube ich dies nach Analogie anderer Arten von Gomphonema, die ich selbst untersuchen konnte, annehmen zu dürfen.

Ich selbst habe nämlich im Laufe des letzten Sommers und Herbstes wiederholt verschiedene Arten von Gomphonema unter-



suchen können. Bei denselben fand ich allgemein das einzelne wandständige Chromatophor, wie Pfitzer beschreibt, mit seiner Mittellinie der einen Gürtelbandseite angelehnt. Auf den Schalenseiten der Zelle drangen, den Mittellinien der Schalen entsprechend, schmale Einschnitte vom Rande bis nahe zur Mitte in die Chromatophoren-Platte vor, und ebenso fanden sich auch auf der einen Gürtelbandseite zwei derartige schmale Einschnitte, welche in der Mittellinie des Chromatophors vom Rande her vorsprangen und nur ein schmales Mittelstück ungetheilt liessen<sup>1)</sup>. Dieses Mittelstück war ein wenig verdickt und umschloss in seinem Inneren ein flach linsenförmiges Pyrenoid von gerundetem Umriss.

Die Dichte der Substanz dieses Pyrenoides erschien bei den verschiedenen Arten ziemlich wechselnd, und dementsprechend war auch seine Sichtbarkeit (an lebendem oder gehärtetem, ungefärbtem oder gefärbtem Materiale) eine sehr verschiedene. Doch war es in allen untersuchten Fällen deutlich nachzuweisen, wenn auch seine Abgrenzung gegen die angrenzende Chromatophoren-Substanz mehrfach eine sehr undeutliche und verschwommene war, seine zuweilen sehr wenig dichte Substanzmasse ohne jede scharfe Grenze in die angrenzende Chromatophoren-Substanz übergang.

Eine nicht unwesentliche Verschiedenheit aber wiesen die untersuchten Arten von *Gomphonema* dadurch auf, dass bei einzelnen Arten der mittlere, verdickte, pyrenoidhaltige Abschnitt von der Zellwand weg deutlich nach innen eingebogen war, bei anderen Arten diese Einbiegung sehr unbedeutend sich erwies, bei anderen Arten endlich von einer solchen Einbiegung eigentlich gar nicht mehr die Rede sein konnte<sup>2)</sup>. Zu den letzteren Arten zählte die Spezies, der die

1) Vgl. oben p. 119. Anm. 1.

2) Innerhalb der Gattung *Gomphonema* tritt somit dieselbe Verschiedenheit in der Ausbildung des pyrenoidhaltigen Chromatophoren-Mittelstückes hervor, die oben innerhalb der Gattung *Euglena* erwähnt ward. Auch bei *Euglena* wiesen die wandständigen scheibenförmigen Chromatophoren bald eine deutliche Einbiegung der pyrenoidhaltigen verdickten Mitte auf (*E. granulata* u. a.), bald lag das scheibenförmige pyrenoidhaltige Chromatophor fast flach der Innenseite der Zellhaut an (*E. gracilis*). Dieselbe Verschiedenheit konnte oben, wenn auch nicht innerhalb der Gattung *Cymbella*, so doch innerhalb der Gruppe der *Cymbelleen* (*Cymbella Ehrenbergii*, *C. cymbiformis*, — *Brebissonia*) constatirt werden. Auch anderwärts lässt sich dieselbe Verschiedenheit nicht selten

Abbildungen Fig. 23—24 der Taf. I. entnommen sind, *Gomphonema dichotomum* Ktz. (wenn anders die Bestimmung, die ich mit unzureichenden Hilfsmitteln während eines Ferien-Aufenthaltes in Cleve ausführen musste, richtig ist), bei der das Pyrenoid namentlich in der Gürtelband-Ansicht der lebenden Zelle aufs Deutlichste hervortrat. Zu den ersteren Arten aber dürfte wohl *G. constrictum*, die Art, die Pfitzer (l. c.) abgebildet hat, zu rechnen sein, da seine Abbildungen (Taf. 3. Fig. 11) entschieden für diese Deutung sprechen, dieselbe Gestaltung des Chromatophors, die diese Abbildungen zur Darstellung bringen, aber auch bei anderen Spezies von *Gomphonema* constatirt werden konnte.

Die vorstehende Darstellung hat hiermit die sämtlichen Gattungen von Süsswasser-Bacillariaceen, bei denen Pfitzer „dichte Plasmamassen zwischen Zellwand und Endochromplatte“ beschrieben hatte, berücksichtigt. Diese dichteren Plasmamassen erwiesen sich in der grössten Mehrzahl der Fälle als Abschnitte des farblosen Zell-Protoplasmas, welche lokalen Einbiegungen der Chromatophoren-Platte entsprechen. In einigen Fällen stellten sie wirklich Pyrenoide dar; allein diese waren dann stets der Chromatophoren-Platte eingelagert, nicht aufgelagert, also nicht, wie Pfitzer früher beschrieben hatte, „zwischen Zellwand und Endochromplatte eingeschaltet“. Dadurch aber wird Pfitzer's letzte Angabe, bei einigen Süsswasser-Bacillariaceen seien die Pyrenoide bereits 1872 von ihm „als bestimmt geformte Massen dichteren Plasmas beschrieben und abgebildet worden“<sup>1)</sup>, nicht unwesentlich modifizirt.

Vor allem aber wird dadurch das Vorkommen aufgelagerter Pyrenoide, das durch diese Angabe Pfitzer's für die genannten Süss-

bei Gattungen mit wandständigen pyrenoidhaltigen Chromatophoren beobachten. Und meist ist damit auch eine bald reichlichere, bald weniger reichliche Ausbildung des Pyrenoids selbst verbunden, indem mit einer stärkeren Einbiegung des verdickten Chromatophoren-Mittelstücks meist eine beträchtlichere Grösse und eine bedeutendere Dichte des Pyrenoids Hand in Hand geht.

1) Einige jener farblosen Protoplasma-Massen, die Pfitzer hier beschrieben hat, und zwar die betreffenden Protoplasma-Massen von *Cocconema*, sind bereits, wie auch Pfitzer selbst (l. c. p. 79) hervorgehoben hat, von Ehrenberg (Infusionsthierchen als vollkommene Organismen p. 223) erwähnt und mit einigem Vorbehalt als Samendrüsen gedeutet worden.

wasser-Bacillariaceen behauptet worden war, als irrthümlich nachgewiesen und gezeigt, dass auch bei diesen Süßwasser-Bacillariaceen<sup>1)</sup> die Pyrenoide stets im Inneren der Chromatophoren-Substanz eingeschlossen, niemals den Chromatophoren aussen aufgelagert sind.

#### IV. Bau und Funktion der Pyrenoide.

Den mitgetheilten Beobachtungen zufolge haben sich also die bisher beschriebenen Fälle oberflächlicher nackter Pyrenoide sämtlich als irrthümlich herausgestellt; so weit bis jetzt die Thatsachen vorliegen, sind die Pyrenoide stets im Inneren der Chromatophoren eingeschlossen. Meinen früheren Angaben über das Vorkommen der Pyrenoide sind somit keine besonderen Zusätze beizufügen. Wohl aber glaube ich, nach einer anderen Richtung hin die bisherige Kenntniss der Chromatophoren erweitern zu können.

Ich hatte bereits früher (Chromatophoren der Algen p. 50—51) darauf aufmerksam gemacht, dass der Grad der Lichtbrechung und die Substanzmenge der Pyrenoide lebender Algenzellen bei verschiedenen Arten eine sehr verschiedene sei, dass ferner vielfach bei derselben Alge die Pyrenoide zu verschiedenen Zeiten in sehr verschie-

---

1) Ausser den Arten der hier besprochenen Gattungen führen übrigens auch noch andere Süßwasser-Bacillariaceen Pyrenoide in ihren Chromatophoren. So fand ich z. B. bei einigen Formen von *Surirella* in dem einzelnen plattenförmigen Chromatophor, das vom Rande her durch zahlreiche Einschnitte in sehr unregelmässiger Weise zertheilt und zerschlitzt war, zahlreiche sehr kleine Pyrenoide eingelagert, die in solcher Weise über die Fläche der vielfach zerschnittenen Chromatophoren-Platte sich vertheilten, dass jeder Lappen in seiner Mitte ein einzelnes Pyrenoid enthielt. Bei anderen Arten derselben Gattung mit wenig zerschnittener Chromatophoren-Platte suchte ich bisher vergeblich nach Pyrenoiden.

Uebrigens darf es wohl der speziellen Bacillariaceen-Forschung überlassen bleiben, die Verbreitung der Pyrenoide bei den einzelnen Arten genauer zu verfolgen, ebenso wie die mannigfaltig variirte Gestaltung der Chromatophoren für die einzelnen Spezies eingehender festzustellen, wozu durch Pfitzer's Arbeiten ja ein so vortrefflicher Anfang gemacht ist.

Jahrb. f. wiss. Botank. XV.



denem Grade deutlich sind. In Zellen, deren Chromatophoren gewöhnlich sehr deutliche, glänzende Pyrenoide enthalten, werden zeitweise (namentlich bei der Entwicklung der Zoosporen) diese letzteren sehr undeutlich und äusserst schwierig erkennbar. Offenbar nimmt dabei die Substanzmenge der Pyrenoide mehr und mehr ab; doch ging in den sämtlichen beobachteten Fällen diese Abnahme der Substanzmenge niemals bis zum völligen Schwinden des Pyrenoides fort, mehr oder minder leicht hatte ich die Pyrenoide in allen Entwicklungsstadien der Zellen nachzuweisen vermocht.

Bei dieser Angabe hatte ich es unterlassen, ausdrücklich hervorzuheben, dass bei der Abnahme der Substanzmenge der Pyrenoide die bisherige Grösse derselben im Wesentlichen erhalten bleibe. Die Angabe, die Pyrenoide würden undeutlicher und nur schwierig erkennbar, blieben aber stets als solche erhalten, sprach ja schon deutlich genug die Thatsache aus, dass es sich hier im Wesentlichen um eine gleichmässige Verringerung der Substanzmenge im ganzen Pyrenoid, nicht um eine Verkleinerung des letzteren durch lokale Auflösung der peripherischen Substanzschichten wie etwa bei einem Krystalle handele. Doch sei dies hier nochmals ausdrücklich hervorgehoben und bemerkt, dass in den bisher beobachteten Fällen die Pyrenoide in ihrer ganzen Ausdehnung an Glanz und Dichte abnehmen, ohne an ihrer bisherigen Grösse wesentlichen Abbruch zu erleiden. Inwieweit dabei gleichzeitig eine geringe Abnahme der bisherigen Grösse stattfindet, mag dahin gestellt bleiben. Es war mir bisher nicht möglich, ein einzelnes Pyrenoid direkt zu verfolgen; ohne eine solche direkte Beobachtung aber ist bei der verschiedenen Grösse, die den einzelnen Pyrenoiden stets eigen ist, eine geringe Grössenabnahme derselben nicht mit Sicherheit festzustellen.

Eine solche sehr wechselnde Dichte und Deutlichkeit hatte ich speciell auch für die Pyrenoide von *Euglena viridis* hervorgehoben und ausdrücklich bemerkt, dass bei dieser Spezies die Pyrenoide „nur zuweilen durch stärkere Lichtbrechung von der umgebenden Substanz des Chromatophors sich deutlich abheben“. In den vorstehenden Mittheilungen sind nun noch einige weitere Beispiele von Pyrenoiden, die zumeist nur wenig deutlich hervortreten, beschrieben worden (*E. mutabilis*, *deses*, *olivacea*, die kleineren *Cymbella*-Formen). Eine genauere Untersuchung dieser Pyrenoide aber zeigte,

dass diese in allen den genannten Fällen, mochte nun die Dichte der Pyrenoide und damit ihre Deutlichkeit eine mehr oder minder grosse sein, eine scharfe Abgrenzung gegen die umgebende Chromatophoren-Substanz nicht gestatten, dass vielmehr die Substanz des Pyrenoids ohne scharfe Grenzlinie in die Substanz des Chromatophors übergeht. Und selbst bei substanzreicheren und dichteren Pyrenoiden (z. B. von *E. granulata*) war zuweilen dieselbe Unmöglichkeit einer scharfen Abgrenzung zu constatiren. — Diese Thatsachen finden sich nun auch sonst bei substanzarmen Pyrenoiden bestätigt. Je geringer die Dichte und die Lichtbrechung der einzelnen Pyrenoide ist, um so weniger ist es möglich, eine scharfe Grenzlinie des Pyrenoids anzugeben, um so mehr erscheint diese Grenze verwischt und unbestimmt. Je dichter und glänzender aber die Pyrenoide sind, um so schärfer hebt sich die Substanz derselben von der angrenzenden Chromatophoren-Substanz ab, um so deutlicher tritt eine scharfe Grenzlinie hervor. Und um so leichter gelingt es, die Pyrenoide als selbständige Körper innerhalb einer Höhlung der Chromatophoren-Substanz zur Contraktion zu bringen, während dies bei substanzarmen Pyrenoiden nur schwierig oder, wie in den oben beschriebenen Fällen von Euglenen und Bacillariaceen, gar nicht gelingt.

Hält man nun alle diese angeführten Thatsachen zusammen, so erscheint die Annahme, die Pyrenoide stellten selbständige Körper dar, welche in Höhlungen der Chromatophoren eingeschlossen sind (ähnlich wie Stärkekörner im Inneren der Chromatophoren), nicht zulässig. Ist auch die Abnahme der Dichtigkeit mit dieser Annahme immerhin noch wohl vereinbar, so lässt sich diese letztere doch nicht mehr vereinigen mit der Thatsache, dass die Begrenzung der substanzarmen Pyrenoide gegen die umgebende Chromatophoren-Substanz in vielen Fällen eine so wenig scharfe ist, ja in manchen Fällen eine scharfe Abgrenzung ganz unmöglich wird. Wohl aber sind alle diese Thatsachen sehr wohl vereinbar mit der anderen Annahme, dass die Pyrenoide Theile der Chromatophoren selbst, kleine Abschnitte derselben darstellen, in welchen eine besondere, spezifische Pyrenoid-Substanz in mehr oder minder grosser Menge abgelagert ist. In je geringerer Menge diese Pyrenoid-Substanz vorhanden ist, um so weniger deutlich setzen sich die substanzarmen

Pyrenoide gegen ihre Umgebung ab, um so mehr stimmen sie in ihrem ganzen morphologischen und chemischen Verhalten mit der angrenzenden Chromatophoren-Substanz überein (wie dies mehrere der oben beschriebenen Beispiele von Euglenen und Bacillariaceen (z. B. *E. viridis*, *olivacea*) aufs deutlichste darthun). Je reichlicher aber die spezifische Pyrenoid-Substanz in dem einzelnen Pyrenoid angehäuft ist, um so deutlicher und schärfer tritt dieses als selbständiger, stark lichtbrechender und farbloser Körper hervor, und um so mehr erscheinen die Eigenschaften dieser Pyrenoid-Substanz für das gesammte Verhalten des Pyrenoids chemischen Agentien gegenüber bestimmend und maassgebend.

Darnach wäre also in dem einzelnen Pyrenoid eine Grundsubstanz vorhanden, die mit der Grundsubstanz der umgebenden Chromatophoren-Abschnitte durchaus übereinstimmt und nur etwa durch geringere Dichte von derselben sich unterscheidet. Diese Grundsubstanz wäre in den substanzarmen Pyrenoiden nur durch geringe Beimengungen verdeckt und müsste hier ziemlich leicht nachweisbar sein: in der That erwies sich ja auch die Masse der substanzarmen Pyrenoide mancher Euglenen in ihren Färbungs-Reaktionen nur wenig unterschieden von der Grundsubstanz der umgebenden Chromatophoren-Abschnitte. In den dichten, glänzenden Pyrenoiden mit reichlicher Ablagerung von Pyrenoid-Substanz aber würde diese Grundsubstanz sehr zurücktreten gegen diese letztere Substanz: und in der That ist es auch in Pyrenoiden dieser letzteren Art bisher noch nicht möglich, das Vorhandensein dieser Grundsubstanz direkt nachzuweisen. Durch den Einfluss härtender Reagentien coagulirt in diesen letzteren Fällen das ganze Pyrenoid zu einem einheitlichen Körper, der bisher eine bestimmte feinere Struktur (wie sie doch die Grundsubstanz desselben auch hier besitzen müsste) noch nicht mit Sicherheit erkennen liess und in seinem chemischen Verhalten sich nicht unwesentlich von der Grundsubstanz des umgebenden Chromatophors unterscheidet.

Leider fehlt es nun bisher noch vollständig an einem Lösungsmittel dieser Pyrenoid-Substanz, das ausschliesslich diese Substanz aus den Pyrenoiden herauszulösen geeignet wäre. Die bisherigen Lösungsmittel lösen sämmtlich die Pyrenoide, namentlich die dichteren, substanzreicheren, vollständig auf, ohne ein Gerüste von Chro-



matophoren-Grundsubstanz zu hinterlassen. Dies beweist freilich gegen das Vorhandensein einer solchen Grundsubstanz, die ja von der eingelagerten Pyrenoid-Substanz mit in Lösung übergeführt werden könnte, ganz und gar nichts. Allein es macht doch den Versuch, diese Grundsubstanz überall in den Pyrenoiden direkt darzustellen und damit die Richtigkeit der vorstehenden Hypothese direkt zu beweisen, vorläufig unmöglich. Andererseits aber ist die vorstehende Hypothese vortrefflich geeignet, die Gesamtheit der vorliegenden Thatsachen unter einen einzelnen Gesichtspunkt zusammenzufassen und dieselben zu erklären, während keine bisher bekannte Thatsache derselben widerstrebt. Dadurch erhält diese Hypothese meines Erachtens einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit, und stehe ich deshalb nicht an, dieselbe hier meiner weiteren Darstellung zu Grunde zu legen. —

Dieser Anschauung zufolge würde also eine besondere, spezifische Pyrenoid-Substanz anzunehmen sein, die am reinsten in den dichtesten und glänzendsten Pyrenoiden anzutreffen wäre, deren spezifische Eigenschaften am reinsten in den Eigenschaften dieser Pyrenoide hervorträten. Ja, es wäre jener Anschauungsweise zufolge gar nicht unmöglich, dass in einzelnen sehr stark glänzenden und dichten Pyrenoiden die Grundsubstanz an Masse ausserordentlich zurückträte, die spezifische Pyrenoid-Substanz so sehr überwöge, dass diese Pyrenoide fast als Tropfen reiner Pyrenoid-Substanz anzusehen seien, die chemischen Eigenschaften derselben also fast direkt als die chemischen Eigenschaften der Pyrenoid-Substanz angesehen werden könnten. Da jedoch bisher noch kein Mittel bekannt ist, im einzelnen Falle bei sehr dichten und glänzenden Pyrenoiden bestimmt festzustellen, ob viel oder wenig Grundsubstanz der Pyrenoid-Substanz beigemengt ist und die Eigenschaften der letzteren modifizirt, so erscheint es bis jetzt noch nicht ausführbar, mit Sicherheit die Eigenschaften dieser Pyrenoid-Substanz zu ermitteln, zumal die dichten glänzenden Pyrenoide verschiedener Algen, wie ich bereits früher (l. c. p. 51—53) hervorgehoben habe, in ihrem chemischen Verhalten nicht unbeträchtlich variiren. Doch geht, wie ich ebenfalls bereits (l. c. p. 55—56) hervorgehoben habe, aus der grossen Analogie der Pyrenoide und der Chromatinkörper (resp. der Nukleolen) der Zellkerne soviel wohl mit einiger Bestimmtheit hervor, dass die

Pyrenoid-Substanz der spezifischen Substanz der Chromatinkörper sehr nahe steht und der gleichen Stoffgruppe wie diese zugehört mit demselben Rechte wie diese zu den Nuklein-Substanzen gerechnet werden muss, wenn auch vielleicht in den Pyrenoiden verschiedener Spezies verschiedene Nukleine vorliegen mögen.<sup>1)</sup>

---

1) Diesen Schluss glaubte ich in meiner Abhandlung über die Chromatophoren der Algen aus den vorliegenden Thatsachen ziehen zu müssen, obwohl eine spezielle chemische Untersuchung der Pyrenoide damals nicht in meine Absicht gelegen hatte. Ich gehe auch jetzt nicht ausführlicher auf diese letztere Frage ein. Allein zu einer kurzen Erörterung einzelner chemischer und physikalischer Eigenschaften der Pyrenoide sehe ich mich durch die Besprechung der Pyrenoide von *Spirogyra*, die Arthur Meyer jüngst seinem Aufsatz „Ueber Krystalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen“ (Bot. Zeitung 1883 p. 493—494) eingeschaltet hat, veranlasst.

In dieser Besprechung zählt Arthur Meyer eine Reihe von chemischen und physikalischen Eigenschaften der Pyrenoide von *Spirogyra* auf, von denen er zwei meiner genannten Abhandlung entnimmt, acht andere aber neu hinzufügt. Von diesen acht Nummern bildet zunächst Nr. 5 „die Pyrenoide sind farblos und homogen“ bereits den Inhalt einer ausführlichen Erörterung in meiner Abhandlung (p. 46—50); ebenso ist die intensive Tingirbarkeit (mittels Pikrinsäure) gehärteter Pyrenoide durch „Alauncochenille“ und „Nigrosin-pikrinsäure“ (Nr. 1) nur eine spezielle Anwendung meiner allgemeinen Angabe (p. 54—55), dass die Pyrenoide durch die spezifischen Färbungsmittel der Chromatinkörper der Zellkerne „(Hämatoxylin, Karmin u. s. w.) sehr leicht und sehr intensiv“ gefärbt werden.

Sehr interessant war mir die Angabe von Nr. 3 und 4, dass Pyrenoide, die in Alkohol gehärtet sind, durch Kalilauge gelöst werden, solche dagegen, die in einer Lösung von Quecksilberchlorid in absolutem Alkohol gehärtet wurden, durch Kalilauge nicht mehr aufgelöst werden. Ich kann die erstere Angabe für Pyrenoide, die kurze Zeit (ca. 18 Stunden) in Alkohol gehärtet worden sind, durch meine eigenen Erfahrungen bestätigen. Ausserdem aber kann ich noch hinzufügen, dass Pyrenoide, die mittelst Pikrinsäure (ca. 18—24 Stunden lang) gehärtet wurden, kurze Zeit nach dem Auswaschen in Wasser durch Chloralhydratlösung und durch Essigsäure (man gestatte mir diesen bewährten prosaischen Namen an Stelle des poetischen Ausdrucks „Eisessig“!), wie Meyer in Nr. 8 behauptet, und ebenso auch durch Kalilauge aufgequellt und gelöst werden, dagegen nach längerem (tagelanger) Liegen in Wasser weder durch Kalilauge, noch durch Essigsäure oder Chloralhydratlösung aufgelöst werden; selbst mehrtägiges Einlegen in concentrirte Essigsäure oder in Chloralhydratlösung vermochte die Pyrenoide nicht zur Lösung zu bringen.

Die Angabe von Nr. 6, wonach die Pyrenoide doppelbrechend sein sollen, hat mir sehr viel Zeit gekostet. Ich habe die nackten Pyrenoide verschiedener lebender Algen untersucht, sowohl solche, die stets nackt sind (*Bangia*, *Cybellia*), als auch solche, die nur zeitweilig nackt sind (*Urospora*, *Spirogyra*); und habe ferner die nackten Pyrenoide der verschiedensten gehärteten Algen geprüft.

Der vorstehenden Anschauungsweise gemäss erscheint es ferner sehr wohl möglich, dass zuweilen in den Chromatophoren so reichlich Pyrenoid-Substanz lokal angehäuft wird, dass diese bestimmend auf die Gestalt des ganzen Pyrenoids einwirkt. Gewöhnlich erweisen sich die Pyrenoide der lebenden Zelle als rundlich abgegrenzte Abschnitte des Chromatophors. Ueberwiegt aber einmal die Pyrenoid-Substanz bedeutend, so erscheint es sehr wohl möglich, dass die Pyrenoid-Substanz ihrem eigenen Krystallisationsstreben folge und

allein von Doppelbrechung habe ich nirgends auch nur die geringste Spur wahrzunehmen vermocht. Speziell waren bei den Pyrenoiden von *Spirogyra* alle meine Bemühungen, Doppelbrechung wahrzunehmen, vergeblich. Die nackten Pyrenoide von *Spirogyra* (die stärkeumhüllten Pyrenoide können natürlich zur Entscheidung dieser Frage gar nicht verwendet werden, da hier die Doppelbrechung der Stärkekörnchen das Resultat der Prüfung fälschen muss) zeigten sich im lebenden und im gehärteten Zustande stets ohne jede Doppelbrechung. Ich muss somit Meyer's Angabe, die Pyrenoide von *Spirogyra* seien doppelbrechend, entschieden in Abrede stellen.

Aufs allerentschiedenste aber muss ich einer anderen Angabe Meyer's widersprechen, der Angabe nämlich, dass die Pyrenoide von *Spirogyra* eine „meist eckige, seltener rundliche“ Gestalt besitzen. Ich habe unter den zahlreichen Pyrenoiden der verschiedensten Algen, die ich bisher eingehender untersuchen konnte, niemals eckige, vielmehr stets nur gerundete Pyrenoide angetroffen. Bei *Spirogyra* speziell waren die nackten Pyrenoide lebender und gut gehärteter Zellen in allen den zahlreichen Fällen, die ich untersucht habe, stets abgerundet, niemals eckig. An stärkeumhüllten Pyrenoiden ist im lebenden Zustande der Zellen über die genauere Gestalt der Pyrenoide gar nichts Sicheres zu ermitteln; an gut gehärtetem Materiale aber sah ich auch hier die Pyrenoide stets abgerundet. Nur an schlecht gehärtetem Materiale (und sei es auch „Pikrinsäurematerial“) sind zuweilen die Pyrenoide zu unregelmässig eckigen Gestalten coaguliert. Und namentlich ist es an gehärtetem Materiale nach dem Verquellen der einzelnen Körner der Stärkehülle leicht, eckige Pyrenoide aufzufinden, wie ein solches z. B. in der Fig. 32 bei Arthur Meyer dargestellt ist. Die unveränderten Pyrenoide aber, wie sie namentlich die nackten Pyrenoide stärkefreier lebender Zellen darstellen, habe ich stets nur abgerundet gesehen.

Für Meyer hatte es an der citirten Stelle ein besonderes Interesse, neben der Doppelbrechung auch eine eckige Gestaltung der Pyrenoide nachzuweisen, da er die Pyrenoide mit den sog. Krystalloiden der Chromatophoren von *Canna*, *Phajus* u. s. w. in Parallele zu stellen suchte. Ich bin mit dieser letzteren Zusammenstellung durchaus einverstanden, erkenne auch sehr wohl, dass diese Zusammenstellung sehr wesentlich erleichtert würde, wenn die Pyrenoide ebenfalls wie die genannten Krystalloide eckige Körper und doppelbrechend wären. Allein — das tatsächliche Verhalten der Pyrenoide in diesen beiden Punkten ist nun einmal ein anderes, von einer Krystalloid-Natur der Pyrenoide ist nichts zu bemerken, und muss ich deshalb Meyer's Angaben entschieden bestreiten.



unter Ausschluss oder unter Mitreissen der geringen Menge Grundsubstanz zu einem Krystall (resp. Krystalloid) sich formen. Solche Krystalle von Pyrenoid-Substanz dürften vielleicht in Krystalloiden vorliegen, welche zuerst von Schimper<sup>1)</sup> für Chromatophoren von *Canna*, später von Schimper und Arthur Meyer<sup>2)</sup> für die Chromatophoren von *Phajus* und von einigen anderen, meist monokotylen Pflanzen beschrieben worden sind. Wenigstens stimmen die bisher bekannten Eigenschaften der Krystalloide sehr gut mit den bisher bekannten Eigenschaften der Pyrenoide überein, und auch ihr unregelmässiges Auftreten im Inneren der Chromatophoren dürfte sehr für diese Annahme sprechen.<sup>3)</sup>

1) Schimper, Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner. Bot. Zeitung. 1880. p. 891.

2) Schimper, Ueber die Gestalten der Stärkebildner und Farbkörper. Bot. Centralblatt. 1882. (n. 44) Bd. XII. p. 175 ff. — Arthur Meyer, Chlorophyllkörner. Leipzig 1883. p. 36—40.

3) Zu der vorstehenden Auffassung gelangte ich im Laufe des letzten Sommers bei einer wiederholten Untersuchung der Krystalloide aus der Rinde der grüngefärbten Knollen von *Phajus*. Ich fand dabei, dass diese Krystalle, die in Wasser sich lösen, durch die Härtungsmittel des Protoplasmas gehärtet werden und durch die charakteristischen Färbungsmittel der Zellkerne intensiv gefärbt werden, analog wie die Pyrenoide der Algen. Diese Thatsachen schienen mir die Annahme nahe zu legen, dass es sich in beiderlei Körpern, den Krystalloiden und den Pyrenoiden, die beide in den Chromatophoren gebildet werden, um analoge Substanzen handeln möchte, die einerseits krystallisiert, andererseits amorph auftreten.

Eine analoge Auffassung hat Arthur Meyer zuerst öffentlich ausgesprochen in seinem bereits oben (p. 134 Anm. 1) citirten Aufsätze (Bot. Zeitung 1883. p. 492 ff.). Er hält die Pyrenoide und die genannten Krystalloide für „homologe Gebilde“ namentlich wegen des analogen Ortes ihres Vorkommens und ihrer Ähnlichkeit „in chemischer und physikalischer Beziehung“. Unter den übereinstimmenden chemischen Eigenschaften führt er ausser den eben genannten Momenten noch die Thatsache auf, dass beiderlei Körper in Chloralhydratlösung sich lösen, ferner nach dem Härten in Alkohol durch Kalilauge gelöst werden, dass die Behandlung mit Quecksilberchlorid aber für kalte Kalilauge unlöslich werden. Die Uebereinstimmung dieser Reaktionen vermehrt in der That die Zahl der übereinstimmenden chemischen Eigenschaften beider Körper und macht ihre subtile Uebereinstimmung noch wahrscheinlicher. Allein die Uebereinstimmung der physikalischen Eigenschaften der beiderlei Gebilde, die Meyer ausserdem anführt, muss ich bestreiten. Während die Krystalloide als ächte Krystalle homogen und doppelbrechend sind und dabei bestimmte eckige Gestalten aufweisen, sind die Pyrenoide abgerundete Körper, nicht doppelbrechend und aller W

Andererseits erscheint es der vorgetragenen Anschauungsweise durchaus entsprechend, dass (wie es ja thatsächlich vielfach stattfindet) zeitweise die Menge der abgelagerten Pyrenoid-Substanz in dem einzelnen Pyrenoid eine sehr geringe sei, sodass dieses nur schwierig oder fast gar nicht von der Umgebung zu unterscheiden ist. Nahe verwandte Spezies können ferner hinsichtlich der Menge eingelagerter Pyrenoid-Substanz ihrer Pyrenoide wesentliche Unterschiede aufweisen, wie z. B. unter den oben beschriebenen Euglenen die *E. granulata* und *gracilis* in ihren Pyrenoiden weit reichlicher Pyrenoid-Substanz abgelagert enthalten, als die beschriebene

---

scheinlichkeit nach (vergl. Chromatophoren p. 47 ff.) im Inneren nicht homogen. Ich kann somit Meyer nur insoweit beistimmen, als ich ebenfalls eine chemische Uebereinstimmung der Pyrenoide und der genannten Krystalloide annehmen möchte. Eine physikalische Uebereinstimmung derselben aber muss ich in Abrede stellen.

Welcher Art nun diese Substanz der Pyrenoide und jener Krystalloide sei, darüber hat Meyer sich nur in Bezug auf die Krystalloide näher ausgesprochen. Schimper hatte in einer kurzen Mittheilung (Botanisches Centralblatt 1882. XII. p. 177 u. 178) die Krystalloide von *Canna*, *Phajus* u. s. w. als Krystalle „aus lebensfähigem Plasma“ bezeichnet und hatte darauf in einer ausführlicheren Arbeit (Bot. Zeitung 1883. p. 154) ausdrücklich gesagt: „Das Eiweiss zahlreicher Plastiden tritt in der lebenden Zelle, theilweise oder ganz, vorübergehend oder dauernd, aus dem lebenden in den krystallisirten Zustand über“. „Ihrer chemischen Zusammensetzung nach sind“ diese Krystalle „jedenfalls mit lebendem Plasma nahe verwandt; sie vermögen nämlich direkt in solches überzugehen, ohne, wie die Proteinkrystalle der Samen, zuerst gelöst und in das Zellplasma aufgenommen zu werden, und ohne, wenigstens anfangs, ihre Krystallgestalt ganz aufzugeben.“

Dieser Deutung von Schimper gegenüber betont Arthur Meyer (l. c. p. 491–492), dass diese Krystalle einfache Proteinkrystalle darstellen, die vom Protoplasma sich wesentlich unterscheiden, die nicht direkt in lebendes Plasma übergehen, sondern wie andere geformte Reservestoffe erst gelöst werden müssen, bevor sie innerhalb des lebenden Protoplasmas weitere Verwendung finden. Ueber die speziellere Natur dieser Proteinstoffe spricht sich Meyer jedoch nicht näher aus, ebensowenig wie er sich genauer über die substanzielle Natur der Pyrenoide von *Spirogyra* äussert.

Ich selbst hatte, wie oben gesagt, schon früher hervorgehoben (Chromatophoren der Algen p. 56 Anm. 1), dass die Pyrenoide ihrer Substanz nach den Chromatinkörpern der Zellkerne durchaus analog seien und voraussichtlich ebenso wie diese als nukleinartige Körper angesprochen werden müssen. Ich möchte dementsprechend nunmehr auch die genannten Krystalle für Krystalle einer Nuklein-Substanz ansehen. — Eine genauere chemische Untersuchung wird über die Richtigkeit dieser Hypothese entscheiden müssen.

typische Form von *E. deserti* mit sehr wenig deutlichen Pyrenoiden. Ja es können selbst die allernächsten Verwandten in dieser *E.* Verschiedenheiten aufweisen, wie die eben genannte *E. deserti* die nächstverwandte *E. intermedia*, deren Chromatophoren Klebs (l. c. p. 73—74) der Pyrenoiden vollständig entbehren.

Thatsächlich fehlen nun auch bei sehr vielen Chromatophoren die Pyrenoiden gänzlich oder sind wenigstens in keiner Weise zuweisen, weder als besonders abgegrenzte Abschnitte der Chromatophoren, die durch eigenartige Struktur von der Umgebung verschieden wären, noch als lokale Anhäufungen einer Substanz von der umgebenden Substanz durch physikalische oder chemische Eigenschaften sich unterscheiden liesse. Dies kann nun der trügerischen Anschauungsweise entsprechend entweder darin Grund haben, dass Pyrenoid-Substanz in diesen Chromatophoren überhaupt nicht ausgebildet wird, und dann natürlich auch bestimmte Abschnitte der Chromatophoren als Ablagerungen dieser Substanz besonders ausgestaltet werden; oder es kann auch darauf beruhen, dass die gebildete Pyrenoid-Substanz gleichmässig in dem ganzen Chromatophor vertheilt, ohne an irgend welchen Stellen in grösserer Menge oder ausschliesslich abgelagert werden. Eine direkte Entscheidung dieser Frage ist nicht möglich, so lange kein Mittel bekannt ist, kleine Mengen der Pyrenoid-Substanz direkt mit Sicherheit nachzuweisen. Die bisherigen Kennungsmittel erlauben eben nur, das Vorhandensein von Pyrenoid-Substanz da festzustellen, wo dieselbe in grösserer Menge abgelagert ist, d. i. in den Pyrenoiden; sie geben aber gar keine bestimmte Antwort auf die Frage, ob dieselbe Substanz in geringer Menge, aber in gleichmässiger Vertheilung auch in den übrigen Abschnitten der pyrenoidhaltigen Chromatophoren vorhanden sei, die ganze Masse pyrenoidfreier Chromatophoren durchdringe. Diese Frage schliesslich in positivem Sinne beantwortet werden würde damit die Kluft zwischen pyrenoidhaltigen und pyrenoidfreien Chromatophoren (und, wie schon erwähnt, kommen solche bei nächstverwandten Spezies derselben Gattung vor) in sehr einfach und leicht verständlicher Weise überbrückt. Sollte jedoch die gültige Entscheidung auf diese Frage negativ ausfallen, so würde die Kluft die beiderlei Chromatophoren trennen, da das



handensein oder Fehlen von Pyrenoiden dann auf wesentliche Differenzen in der chemischen Thätigkeit der Chromatophoren hinweisen würde. Vor der Hand aber ist wenigstens die Möglichkeit einer Beantwortung jener Frage in ersterem Sinne nicht ausgeschlossen, wenn auch für jetzt kaum Momente aufzufinden sein dürften, welche für diese Möglichkeit eine grössere Wahrscheinlichkeit ergeben als für die entgegengesetzte <sup>1)</sup>. —

Der vorgetragenen Auffassung vom Bau der Pyrenoide entsprechend können endlich Pyrenoide an den verschiedensten Abschnitten der Chromatophoren angelegt werden. Es kann ja doch nach dieser Auffassung Pyrenoid-Substanz eben so gut in einem inneren Abschnitt des Chromatophors abgelagert werden als auch in einem oberflächlichen Theile desselben. Im letzteren Falle würde es zur Bildung oberflächlicher Pyrenoide kommen, im ersteren würden die gebildeten Pyrenoide im Inneren der Chromatophoren eingeschlossen sein. Thatsächlich sind nun, wie oben nachgewiesen ward, bisher nur Pyrenoide der letzteren Art beobachtet worden; allein die Möglichkeit des Vorkommens oberflächlicher, den Chromatophoren aufgelagerter Pyrenoide kann der ganzen Auffassungsweise zufolge durchaus nicht in Abrede gestellt werden. Allerdings dürfte, wenn diese Auffassungsweise die richtige ist, die Grenze zwischen aufgelagerten und eingelagerten Pyrenoiden sehr schwer zu ziehen sein. Denn auch bei aufgelagerten Pyrenoiden, bei denen also einem oberflächlichen Abschnitt des Pyrenoids Pyrenoid-Substanz in reichlicherer Menge eingelagert ist, dürfte aller Analogie nach anzunehmen sein, dass die oberflächlichste Schicht dieses Abschnittes als Grenzschrift von Einlagerung völlig oder fast völlig frei bleibt. Eine solche Grenzschrift des Pyrenoids aber wäre dann (falls nicht etwa das ganze aufgelagerte Pyrenoid von dem Chromatophor als Ganzes sich abtrennen und selbständig zur Kontraktion sich bringen lässt) von einer dünnen umhüllenden Schicht des Chromatophors nicht anders als durch ihre Dicke zu unterscheiden, und

---

1) Vielleicht möchte die Thatsache, dass in den Chromatophoren mancher Monokotylen zeitweise Krystalloide ausgebildet werden, sehr dafür sprechen, dass eine gewisse Menge von Pyrenoid-Substanz stets das ganze Chromatophor gleichmässig durchdringt und nur zeitweise bei sehr reichlicher Anhäufung in Gestalt von Krystalloiden sich ausscheidet.

hier wäre dann dem subjektiven Ermessen ganz allein die Entscheidung, ob ein aufgelagertes oder eingelagertes Pyrenoid vorhanden sei, anheimgestellt. Jedenfalls aber kann bei dieser ganzen Anschauungsweise ein wesentlicher Unterschied zwischen aufgelagerten und eingelagerten Pyrenoiden nicht obwalten, aufgelagerte Pyrenoide erscheinen darnach ebensowohl möglich wie eingelagerte, welch' letzterer Art die bisher wirklich beobachteten Pyrenoide allerdings ausnahmslos angehören. —

Durch die vorstehende Auffassung vom Bau der Pyrenoide wird nun auch die Frage nach der Bedeutung und Funktion dieser Gebilde einer Prüfung sehr viel mehr zugänglich gemacht, als dies bisher der Fall war. In meiner Abhandlung über die Chromatophoren der Algen hatte ich diese Frage nach der Funktion der Pyrenoide gänzlich unentschieden gelassen, da die vorliegenden That-sachen sich ebensowohl mit der Annahme vereinigen liessen, dass die Substanz der Pyrenoide „eine leblose Reservesubstanz“ darstelle, als auch mit der Annahme, dass die Pyrenoide „einen Theil, ein Organ des lebendigen Leibes“ der Chromatophoren bilden (p. 65—66). Doch schien mir allerdings die Thatsache, dass die Pyrenoide während der ganzen Lebensdauer der Chromatophoren niemals vollständig aufgelöst werden, wenn sie auch noch so sehr an Substanzmenge abnehmen, gar sehr dafür zu sprechen, „dass die Pyrenoide nicht leblose Inhaltskörper der Chromatophoren, etwa geformte und aufgespeicherte Reservestoffe, darstellen, sondern vielmehr aktiv lebendige und wesentliche Theile dieser Chromatophoren, die an der Lebens-thätigkeit derselben einen wesentlichen und wichtigen Antheil nehmen“ (p. 140).

Die obige Auffassung vom Aufbau der Pyrenoide erlaubt nun, der Entscheidung dieser Frage hier etwas näher zu treten. Wie oben dargelegt ward, bestehen die Pyrenoide aus einem Abschnitt des Chromatophors, welchem Pyrenoid-Substanz in mehr oder minder reichlicher Menge eingelagert ist.<sup>1)</sup> Damit ist für jedes Pyrenoid

1) In welcher Weise diese Pyrenoid-Substanz der Grundsubstanz des Chromatophors, die meiner Auffassung nach eine netzfibrilläre Struktur besitzt, eingelagert sein mag, darüber lässt sich zur Zeit noch nichts Bestimmtes aussagen

eine Grundlage aus aktiv lebendiger Substanz, eben der Chromatophoren-Substanz selbst, gegeben, welche zur Erklärung aller der Erscheinungen, die an den Pyrenoiden auf eine lebendige Substanz hinweisen, vollkommen ausreicht. Beobachtet man ja doch an den Pyrenoiden niemals andere Lebenserscheinungen als an den Chromatophoren selbst. Und da nun das Vorhandensein von Chromatophoren-Substanz in den Pyrenoiden, wie oben dargethan ward, höchst wahrscheinlich ist, diese lebendige Substanz zur Erklärung aller Lebenserscheinungen der Pyrenoide aber vollkommen ausreicht, so erscheint die Annahme einer zweiten aktiv lebendigen Substanz in den Pyrenoiden durchaus überflüssig.

Ohnedies würde ja auch die Deutung der Pyrenoid-Substanz als aktiv lebendiger Substanz einen nicht unwesentlichen Unterschied zwischen den Pflanzen mit pyrenoidhaltigen und denjenigen mit pyrenoidfreien Chromatophoren statuiren, da bei dieser Auffassung den ersteren eine besondere, aktiv lebendige Substanz eigen sein würde, welche bei den letzteren (die ja nicht selten denselben Gattungen wie die ersteren angehören) vollständig fehlt oder doch wenigstens bisher nicht nachzuweisen ist. Ein solcher wesentlicher Unterschied nächstverwandter Pflanzen aber dürfte doch wohl kaum wahrscheinlich erscheinen.

Diese ganze Schwierigkeit aber fällt vollständig hinweg, wenn man von jener, wie gesagt, ganz überflüssigen Auffassung der Py-

---

Es wäre möglich, dass die Pyrenoid-Substanz die Zwischenräume zwischen den Fibrillen des unveränderten oder ein wenig aufgelockerten Gerüstwerkes des Chromatophors erfüllte. Wahrscheinlicher aber will mir die andere Annahme dünken, dass die Pyrenoid-Substanz die Fibrillen selbst durchtränkt, in einzelnen Abschnitten dieser Fibrillen (vielleicht nur im Inneren einzelner Abschnitte) der Substanz derselben beigemischt ist. In diesem Falle könnten dann die einzelnen Pyrenoide vielleicht nur stark angeschwollene, mit Pyrenoid-Substanz erfüllte Abschnitte einzelner Fibrillen darstellen (dann könnte natürlich von einem Gerüst der Chromatophoren-Grundsubstanz in dem einzelnen Pyrenoid nicht die Rede sein). Oder (und dies erscheint mir weit wahrscheinlicher) ein ganzer Abschnitt des Fibrillengerüstes des einzelnen Chromatophors wird zum Pyrenoid, indem seine sämtlichen Fibrillen unter Einlagerung von Pyrenoid-Substanz sich verdicken und seitlich mit einander zu mehr oder weniger lückenlosem Verbande zusammenschliessen. Die deutlich netzige Struktur, die zuweilen, wie oben (p. 22) erwähnt, an gut gebärteten Pyrenoiden sichtbar ist, möchte sehr für diese letztere Annahme sprechen.



renoid-Substanz als aktiv lebendiger Substanz ganz absieht und ausschliesslich die Chromatophoren-Substanz als aktiv lebendige Substanz, als lebendige Grundlage der Pyrenoide betrachtet. Ich sehe daher in der eingelagerten Pyrenoid-Substanz keine lebendige Masse, die an der Lebensthätigkeit der Chromatophoren aktiven Antheil nähme, sondern erkenne in dieser Pyrenoid-Substanz nur einen Arbeitsstoff, der von der lebendigen, aktiv thätigen Grundsubstanz der Chromatophoren verbraucht und verarbeitet wird, zum Zwecke dieses Verbrauches aber bei den Pflanzen mit pyrenoidhaltigen Chromatophoren in den Pyrenoiden in grösserer Menge zeitweilig aufgespeichert wird. Ich sehe entsprechend in dem einzelnen Pyrenoid einen Abschnitt des lebendigen Chromatophors, in welchem Arbeitsmaterial zeitweise angehäuft ist, einen Abschnitt, der dadurch aber nicht aufhört, einen Theil des lebendigen Chromatophors selbst zu bilden, sodass ich in diesem Sinne auch jetzt noch an der Auffassung festhalte, die mir meine früheren Untersuchungen (l. c. p. 140) als sehr wahrscheinlich erscheinen liessen, der Auffassung nämlich, dass die Pyrenoide der Algen nicht als „leblose Inhaltskörper der Chromatophoren“, sondern als „aktiv lebendige und wesentliche Theile dieser Chromatophoren“ zu betrachten seien.<sup>1)</sup>

---

1) Naturgemäss schliesst sich an die obige Erörterung unmittelbar die Frage an, inwieweit die gleiche Anschauungsweise auch auf die Chromatinkörper der Zellkerne sich übertragen lasse. Ich habe früher (Chromatophoren der Algen p. 167 ff) ausführlicher auf die grosse Analogie, die zwischen den Chromatinkörpern der Zellkerne und den Pyrenoiden obwaltet, hingewiesen und habe namentlich hervorgehoben (l. c. p. 56. Anm. 1), dass, wenn wirklich die Chromatinkörper ihrer Hauptmasse nach aus Nuklein bestehen, ebenso auch die Pyrenoide ihrer „Hauptmasse nach aus einem nukleinartigen Körper“ bestehen dürften. Dies legt nun den Gedanken nahe, die obige Auffassung vom Aufbau der Pyrenoide auch auf die Chromatinkörper der Zellkerne zu übertragen.

In der That halte ich denn auch die Auffassung, dass die Chromatinkörper der Zellkerne (kleine oder grössere) Abschnitte der netzfibrillären Grundsubstanz des Zellkerns (vgl. meine Auffassung vom Bau des Zellkerns in den Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Nat. u. Heilkunde zu Bonn. 1880. p. 171 ff. und Chromatophoren der Algen p. 167 ff.) darstellen, in welchen eine anscheinend nukleinartige Substanz abgelagert ist, für höchst wahrscheinlich. Diese nukleinartige Substanz, das Chromatin Flemming's, erscheint mir als lebloses Arbeitsmaterial, das an einzelnen Stellen der lebendigen Grundsubstanz des Zellkerns in mehr oder minder reichlicher Menge angehäuft ist. Die Chromatinkörper selbst aber bilden mir Abschnitte der lebendigen, netzfibrillären Grundsubstanz, welche zeitweise

Die spezifische Pyrenoid-Substanz aber, welche in diesen Pyrenoiden angehäuft ist, betrachte ich, wie gesagt, nur als Verbrauchsmaterial, das für die Lebensthätigkeit der Chromatophoren zeitweilig

oder dauernd mit Nuklein-Substanz in mehr oder minder reichlicher Menge durchtränkt sind. Dabei können diese Chromatinkörper bald durch lokale Anhäufung von Nuklein-Substanz in kleineren Abschnitten einzelner Fibrillen der Grundsubstanz, bald durch Anhäufung von Nuklein-Substanz in einem grösseren Abschnitt des ganzen Fibrillen-Gerüsts entstehen und im letzteren Falle dann grössere Chromatinkörper erzeugen (wie z. B. die Nukleolen in den Zellkernen von *Chara*, *Nitella*, *Spirogyra* u. s. w.), die den Pyrenoiden durchaus ähnlich sind.

Zuweilen auch erscheint diese Nuklein-Substanz in der netzfibrillären Grundsubstanz der Zellkerne so reichlich angehäuft, dass dieselbe in Krystallgestalt sich selbständig ausscheidet, wie z. B. in den Zellkernen von *Lathraea* (Radlkofer, Ueber Krystalle proteinartiger Körper. 1859; Strasburger, Studien über Protoplasma. p. 52—53), *Pinguicula* (Klein, *Pinguicula alpina* in Cohn, Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. III. p. 172—173), *Urtica* (Kallen, Protoplasma von *Urtica urens* in Flora. 1882. p. 79—80) u. s. w. Die sg. Krystalloide dieser Zellkerne stimmen ja in ihrem chemischen und physikalischen Verhalten mit den oben erwähnten Krystalloiden der Chromatophoren von *Canna* u. s. w. sehr nahe überein und dürften daher wohl zu den Chromatinkörpern der Zellkerne in ganz denselben Verhältnisse stehen, wie die letztgenannten Krystalloide zu den Pyrenoiden der Chromatophoren. —

Ganz dieselbe Auffassung dürfte ferner auch auf die Mikrosomen des Protoplasmas (dass ich meinerseits mit dem Ausdrucke „Mikrosomen“ keineswegs sämtliche kleinen Körnchen, die im Inneren des Protoplasmas sich vorfinden, bezeichne, habe ich bereits anderweitig (Bot. Zeitung 1882. p. 552 Anm.) ausdrücklich hervorgehoben), die in ihren Reaktionen den Chromatinkörpern der Zellkerne sich so nahe anschliessen, zu übertragen sein. Ich fasse dieselben auf als kleine Abschnitte des Fibrillengerüsts des Protoplasmas, in welchen eine leblose, (anscheinend) nukleinartige Substanz in mehr oder minder reichlicher Menge angehäuft ist. Dass diese Mikrosomen den Fibrillen des Protoplasmas eingelagert sind, lässt sich leicht bei der Bildung der Zellplatte constatiren (vgl. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. p. 342—343); in ihren Reaktionen aber stimmen dieselben so vollständig mit den Chromatinkörpern der Zellkerne überein, dass sie mit demselben Rechte wie diese als nukleinartige Körper aufgefasst werden müssen.

Ob auch die nukleinartige Substanz dieser Mikrosomen zuweilen in Krystallen (resp. Krystalloiden) sich ausscheidet, mag vorläufig dahingestellt bleiben. Manche kleineren Mikrosomen erwecken den Verdacht einer eckigen, krystallartigen Gestalt, ohne dass ihre geringe Grösse erlaubte, diese Vermuthung sicher zu begründen. Andere grössere Krystalloide des Zellprotoplasmas (z. B. die Krystalloide in den Zellen zahlreicher Florideen, mariner Siphonocladaceen u. s. w.) aber erscheinen in ihrer Zugehörigkeit zu den in Rede stehenden Substanzen noch zu wenig sicher gestellt. —

Sehr wohl möglich aber erscheint es mir endlich, dass eine analoge An-

abgelagert ist. Für welche Arbeitsleistung der Chromatophoren jedoch dieses Verbrauchsmaterial verwendet werde, darüber lässt sich bisher noch keine bestimmte Aussage machen. Ist doch sogar die chemische Natur dieser Pyrenoid-Substanz selbst zur Zeit noch keineswegs sicher ermittelt, ihre Nuklein-Natur noch keineswegs zweifellos festgestellt, wenn dieselbe auch mit gleicher Sicherheit behauptet werden kann, wie die Nuklein-Natur der Chromatinkörper der Zellkerne (deren Nuklein-Natur jetzt bekanntlich allgemein angenommen wird). Um so mehr erscheint die Verwendung, welche diese Substanz, die bisher nur mit Vorbehalt als nukleinartig bezeichnet werden kann, in der Lebensthätigkeit der Chromatophoren findet, zur Zeit noch völlig unsicher und zweifelhaft.

Gleichwohl aber bedarf die Beziehung dieser Pyrenoid-Substanz zu einer der Funktionen der Chromatophoren noch einer kurzen Beleuchtung, ihre Beziehung nämlich zur Bildung von Stärkekörnern. Wie oben dargethan ward, ist die Ausbildung geformter Stärkekörner (Amylum- und Paramylon-Körner) in allen bisher genauer geprüften Fällen chromatophorenhaltiger Pflanzen an die Chromatophoren gebunden. In den pyrenoidhaltigen Chromatophoren aber erscheint die Ausbildung der Stärkekörner in so auffallendem Zusammenhange mit den Pyrenoiden, dass der Gedanke, dieser Zusammenhang möchte nicht nur ein lokaler, sondern auch ein genetischer sein, sich unmittelbar aufdrängt. Wie ich nachgewiesen habe, häuft sich in den Amylumheerden der meisten grünen Algen rings um das Pyrenoid in der nächstangrenzenden Schicht des Chromatophors Amylum in ziemlich reichlicher Masse an, und ebenso lagert sich bei einer Reihe von Euglenen (und analog bei den Nemaliesen und Bangiaceen) rings um den pyrenoidhaltigen Abschnitt des Chromatophors Paramylon (resp. Florideen-Stärke) in grösserer Menge ab und bildet die sg. Paramylonheerde. Diese

---

schauungsweise auch auf die Aleuronkörner der Samen zu übertragen sei, dass nämlich diese Aleuronkörner Abschnitte des lebenden Protoplasmas darstellen, in denen zeitweilig (beim Uebergang der Zelle in den Dauerzustand) eine eigenartige Protein-Substanz sich ablagert. Diese Aleuronkörner würden alsdann nicht den Chromatophoren selbst gleichzustellen sein, wie van Tieghem (*Traité de botanique* p. 487) geglaubt hatte, sondern in gewisser Beziehung den Pyrenoiden dieser Chromatophoren entsprechen.



Thatsachen weisen mit grosser Entschiedenheit darauf hin, dass an der Bildung der Stärke die Pyrenoide einen sehr wesentlichen Antheil nehmen, dass die Pyrenoid-Substanz zur Bildung der Stärke von den Chromatophoren verwendet werde.

Allein dieser Thatsache steht die andere Thatsache gegenüber, dass von den pyrenoidhaltigen Chromatophoren ausserdem auch noch andere Stärkekörner fern von den Pyrenoiden und offenbar ganz unabhängig von denselben (gewöhnlich etwas später als die Körner der Amylumheerde, doch zuweilen auch früher) angelegt werden<sup>1)</sup>. Und dazu kommt ferner, dass bei manchen Algen, namentlich bei allen Bacillariaceen, die pyrenoidhaltigen Chromatophoren niemals Stärkekörner ausbilden.

Aus dieser letzteren Thatsache folgt zunächst unzweifelhaft, dass die Pyrenoid-Substanz nicht in allen Fällen zur Bildung von geformten Stärkekörnern von den Chromatophoren verarbeitet wird. Und andererseits scheint die erstere Thatsache darauf hinzuweisen, dass von den Chromatophoren vielfach Stärkekörner ausgebildet werden ohne Zuhülfenahme von Pyrenoid-Substanz. Allein diese beiden Folgerungen sind doch keineswegs vollständig entscheidend gegen die Annahme, dass die Pyrenoid-Substanz zur Ausbildung von Stärkekörnern von den Chromatophoren verwendet werde. Es könnte ja sein, dass bei denjenigen pyrenoidhaltigen Chromatophoren, welche keine Stärkekörner ausbilden, die Pyrenoid-Substanz zur Ausbildung einer anderen, stärkeähnlichen Substanz, welche nicht in Gestalt bestimmt geformter Körner sich ablagert, verarbeitet wird (und als solche möchten vielleicht die sg. Fetttropfen der Bacillariaceen, die so vielfach längs der Fläche der Chromatophoren auftreten, angesehen werden können); dann aber würde die Pyrenoid-Substanz allgemein zur Ausbildung stärkeartiger Substanzen, welche theils in Gestalt

1) Die sehr naheliegende Vermuthung, dass auch diesen vereinzelt Stärkekörnern Pyrenoide, wenn auch vielleicht sehr kleine und substanzarme Pyrenoide, zu Grunde liegen möchten, hat sich bei genauer Untersuchung weder bei den untersuchten Euglenen, noch bei zahlreichen grünen Algen, die ich auf diesen Punkt hin eingehender prüfte, bestätigt. Ich habe bisher in keinem einzigen Falle besondere kleine Pyrenoide an den vereinzelt Stärkekörnern pyrenoidhaltiger Chromatophoren aufzufinden vermocht, ebensowenig wie es mir bisher gelungen ist, bei den Stärkekörnern pyrenoidfreier Chromatophoren kleine Pyrenoide, die der unmittelbaren Beobachtung sich leicht entziehen, nachzuweisen.

bestimmt geformter Körner abgelagert werden, theils in flüssigem Zustande verharren, Verwendung finden. Andererseits aber ist ja auch die Möglichkeit gar nicht ausgeschlossen, dass auch zur Ausbildung der vereinzelt Stärfekörner, die nicht in unmittelbarer Nähe der Pyrenoide entstehen, Pyrenoid-Substanz verwendet werde, welche vielleicht in geringer Menge und in gleichmässiger Vertheilung innerhalb des ganzen Chromatophors vorhanden ist. Es wäre schliesslich aber auch gar nicht unmöglich, dass in dem einen Falle die lebendige Chromatophoren-Substanz zur Ausbildung von Stärfekörnern Pyrenoid-Substanz verwendet, in anderen Fällen aber solche Stärfekörner ohne Zuhülfenahme von Pyrenoid-Substanz verfertigt. Unter diesen Verhältnissen erscheint somit die Möglichkeit durchaus offen, dass trotz des direkten Widerspruches, welchen die angeführten Thatsachen auf den ersten Blick gegen die obige Annahme zu erheben scheinen, dennoch diese Annahme, auf welche die Ausbildung der Amylumheerde und Paramylonheerde mit solcher Entschiedenheit hinweist, wirklich dem thatsächlichen Verhalten entspreche. Allein von einem bestimmten Beweise dieser Annahme kann bisher noch gar nicht die Rede sein. Und so soll für diese Annahme denn auch hier nur die Möglichkeit hervorgehoben werden, ein genetischer Zusammenhang zwischen Pyrenoiden und Stärfekörnern (auf den der lokale Zusammenhang der beiderlei Gebilde so deutlich hinweist<sup>1)</sup>), dass eine Erörterung dieser Frage hier nicht um-

1) Auf einen solchen genetischen Zusammenhang von Pyrenoiden und Stärfekörnern weist übrigens auch noch die andere Thatsache hin, dass vielfach beim Erlöschen der Stärfekörnerbildung auch die Substanzmenge der Pyrenoide abnimmt. So ist bekanntlich bei grünen Algen die Thatsache sehr verbreitet, dass bei Beginn der Zoosporen-Bildung alle vorhandenen Stärfekörner aufgezehrt, neue Stärfekörner aber nicht mehr gebildet werden. Damit geht dann fast in allen Fällen Hand in Hand die Erscheinung, dass die Pyrenoide sehr substanzarm werden und schliesslich kaum noch erkennbar sind. Kultivirt man ferner gewisse grüne Algen z. B. einzelne Arten von *Spirogyra* längere Zeit im Halbdunkel, so erscheint nach einiger Zeit sämtliche Stärke aufgebraucht, und gleichzeitig sind die Pyrenoide so substanzarm geworden, dass sie nur schwierig deutlich zu erkennen sind, während sie dort, wo infolge sehr üppigen Wachstums der Zellen momentan einmal alle Stärke der Amylumheerde verschwunden ist (z. B. vielfach in Fäden von *Urospora*, die im Herbst frisch aus dem Meere geholt werden), substanzreich und deutlich erkennbar hervortreten. Alle derartigen Thatsachen lassen natürlich einen genetischen Zusammenhang zwischen Pyrenoiden und Stärfekörnern sehr möglich



gangen werden konnte) nur als keineswegs unwahrscheinlich hingestellt werden <sup>1)</sup>).

und sogar nicht unwahrscheinlich erscheinen, doch trage ich in Anbetracht der oben hervorgehobenen, widersprechenden Thatsachen gleichwohl noch Bedenken, einen solchen Zusammenhang, sei es auch nur hypothetisch, direkt behaupten zu wollen.

1) Obwohl somit ein genetischer Zusammenhang zwischen der anscheinend nukleinartigen Pyrenoid-Substanz und den Stärkekörnern bisher nur als möglich bezeichnet werden kann, so möchte ich doch nicht unterlassen, hier noch kurz auf eine Analogie hinzuweisen, die in dem Falle, dass jene Möglichkeit als Gewissheit sich herausstellt, die Bildung der Stärkekörner mit der Bildung der (in ihrem chemischen Charakter so ähnlichen) pflanzlichen Zellmembranen aufweist.

Die pflanzliche Zellmembran entsteht, wie ich anderwärts (Sitzb. d. nieder-rhein. Ges. für Nat. u. Heilkunde zu Bonn. 1880 p. 250 ff.) dargethan habe und wie Strasburger (Bau und Wachsthum der Zellhäute. 1882) seitdem für zahlreiche Fälle nachgewiesen hat, durch Umwandlung von Protoplasma. Bei diesem Umwandlungs-Prozesse werden in sehr vielen Fällen Mikrosomen, die, wie schon oben (p. 143 Anm.) bemerkt, anscheinend aus nukleinartiger Substanz bestehen, verbraucht und verwendet, in anderen Fällen aber sind solche Mikrosomen bei der Bildung der Membran-Lamellen nicht nachzuweisen.

In gleicher Weise entsteht nach Strasburger (Bau und Wachsthum der Zellhäute p. 147 ff.) (und ich selbst habe mich bereits früher dieser Theorie vollständig angeschlossen [vgl. Chromatophoren der Algen p. 150]) die Substanz der Stärkekörner durch Umwandlung der Grundsubstanz der Chromatophoren. Wird nun in der That, wie es oben als möglich hingestellt ward, die nukleinartige Pyrenoid-Substanz von den Chromatophoren zur Ausbildung der Stärkekörner verwendet, so würde zu der Analogie, die zwischen Stärkekörnern und Zellmembranen hinsichtlich ihrer Entstehung durch Umwandlung von protoplasmatischer Substanz obwaltet, noch die weitere Analogie hinzutreten, dass bei der Entstehung der beiderlei Substanzen in vielen Fällen nukleinartige Substanz, welche in geringerer oder grösserer Menge vorher abgelagert sich vorfand, verbraucht wird, in anderen Fällen aber solche lokal abgelagerte Nuklein-Substanz nicht mit zur Verwendung gelangt.

Es wäre aber auch gar nicht unmöglich, dass gleichwohl in beiden Fällen, sowohl bei der Entstehung der pflanzlichen Zellmembran, als auch bei der Ausbildung der Stärkekörner stets nukleinartige Substanz verbraucht wird, diese Nuklein-Substanz aber nur in einzelnen Fällen vorher in grösserer Menge lokal sich anhäuft in den Pyrenoiden resp in den Mikrosomen und dann leicht nachzuweisen ist, in anderen Fällen aber vorher nicht lokal angehäuft wird und dadurch bisher dem Nachweise vollständig entgeht.



## V. Feinere Struktur der Chromatophoren.

Die feinere Struktur der Chromatophoren<sup>1)</sup> ist in letzterer Zeit wiederholt Gegenstand der Erörterung gewesen: bisher aber gehen die Resultate, zu denen die einzelnen Autoren gelangt sind, in dieser Frage noch ziemlich weit aus einander.

---

1) Im Interesse der Leser, die sich in letzter Zeit nicht speziell mit dem Studium der Chromatophoren beschäftigt haben, dürfte es von Nutzen sein, die zahlreichen neuen Benennungen, die für diese Körper neuerdings vorgeschlagen worden sind, einmal übersichtlich zusammenzustellen.

Von den grünen Chlorophyllkörpern oder Chlorophyllkörnern der *ag.* höheren Pflanzen hatte zuerst Dehnecke die „nicht assimilirenden Chlorophyllkörner“ (Inaugural-Dissertation. Bonn 1880) und bald darauf Schimper die „Stärkebildner“ (Bot. Zeitung 1880. p. 886) unterschieden. Der letztere Ausdruck war in der französischen Uebersetzung von Schimper's Abhandlung (Ann. sc. nat. VI sér. t. XI. [1881] p. 258) durch „corpuscules amylogènes“ wiedergegeben worden; statt dessen aber schlug Errera (L'épithème des ascomycètes. 1882. p. 74. Ann. 2) den Ausdruck „amyloplasten“ dafür vor.

In dem 4. Hefte seines *Traité de botanique* (p. 486 ff.) fasste dann Van Tieghem (1882) die bisherigen Chlorophyllkörper, Farbstoffkörper, Stärkebildner und Aleuronkörner als „leucites“ zusammen und unterschied darunter als „leucites actifs“ die „chromoleucites“ („xantholeucites“, „chloroleucites“) von den „leucites de réserve“ oder „grains d'aleurone“.

Der Ausdruck „Chromatophoren“ ward, soweit ich sehe, zuerst angewandt von Schaarschmidt für echte Chlorophyllkörper (Ueber die Theilung des Chlorophylls. Referat im Bot. Centralblatt 1880. I. p. 457), dann von Zopf für die Farbstoffkörper einer blaugrünen Alge (Botanisches Centralblatt 1882. [Bd. X] Nr. 14). Für die Farbstoffkörper der Bacillariaceen ist schon früher (soviel ich weiss, zuerst durch Pfitzer [Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen 1871. p. 32]) der Ausdruck „Endochromplatten“ resp. „Endochromkörner“ in allgemeinen Gebrauch gelangt.

Ich selbst habe dann die „leucites actifs“ von Van Tieghem zusammengefasst als „Chromatophoren“ (zuerst erwähnt bei Strasburger, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne [Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 21] p. 4) und als Unterarten dieser Chromatophoren unterschieden „Chlorophoren“, „Erythrophoren“, „Phäophoren oder Melanophoren“ u. s. w. (Chromatophoren der Algen p. 4). Zu diesen Chromatophoren rechnete ich auch noch die verschiedenartigen Farbstoffkörper der Blüten und Früchte der Phanerogamen, die Stärkebildner u. a. ähnliche Bildungen, für die ich damals keine speziellen Benennungen vorschlug, für welche man aber leicht analoge Benennungen wie die eben genannten (z. B. „Amylophoren“ für die Stärkebildner) bilden kann.

Kurze Zeit nach der Publikation meiner Abhandlung über die Chromato-

Die ältesten Angaben über eine feinere Struktur der Chromatophoren rühren bekanntlich von Rosanoff her, der bei der Untersuchung der Chlorophyllkörper von *Bryopsis plumosa* (in Wasser) eine feine Areolenzeichnung beobachtete, welche „auf der Flächenansicht als Gitterung, auf der Durchschnichtsansicht als radiale Streifung sich darstellt“. Hofmeister theilte diese Beobachtungen in seiner „Lehre von der Pflanzenzelle“ (1867. p. 369) mit und suchte dieselben für eine Theorie der feineren Struktur der Chlorophyllkörper zu verwerthen.

Längere Zeit hindurch blieb dann die vorliegende Frage ohne speziellere Bearbeitung, bis Pringsheim 1879 dieselbe wieder aufnahm und in der vierten Abtheilung seiner „Untersuchungen über das Chlorophyll“<sup>1)</sup> seine Beobachtungen über die feinere Struktur der

phoren der Algen fasste Engelmann (Bot. Zeitung 1883. p. 18 ff.) alle Farbstoffe der Chromatophoren lebender Zellen zusammen als „Chromophylle“ und bezeichnete die betreffenden Farbstoffkörper zusammenfassend mit dem Ausdrucke „Chromophyllkörper“.

Statt des Ausdrucks „Chromatophoren“ führte dann Schimper (Bot. Centralblatt 1882. XII. p. 175–176 und Bot. Zeitung 1883. p. 108) für die „Chlorophyllkörner, Stärkebildner und Farbkörper“ die zusammenfassende Bezeichnung „Plastiden“ ein und unterschied darunter „Leukoplastiden (Stärkebildner), Chloroplastiden (Chlorophyllkörper) und Chromoplastiden (Farbkörper)“.

In gleicher Weise schlug Arthur Meyer (Bot. Centralblatt 1882. XII. p. 314 vgl. auch die ausführlichere Arbeit: Das Chlorophyllkorn 1883.) als zusammenfassenden Namen für Chlorophyllkörper, Farbstoffkörper und Stärkebildner den Ausdruck „Trophoplasten“ vor und unterschied „Anoplasten“ (Stärkebildner), „Autoplasten“ (Chlorophyllkörper) und „Chromoplasten“ (Farbkörper).

Neuerdings hat endlich Klebs (Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen 1883. p. 9, 34 ff.) den Ausdruck „Chromatophoren“ in sehr zweckmässiger Weise durch „Farbstoffträger“ übersetzt und gebraucht dementsprechend für die bisherigen Chlorophyllkörper den Ausdruck „Chlorophyllträger“. —

So ist also neuerdings in der Litteratur eine recht ansehnliche Auswahl von Benennungen für die früheren Chlorophyllkörper und Farbstoffkörper vorhanden und ist genügend Gelegenheit geboten, nach subjektiver Vorliebe unter diesen Benennungen zu wählen. Dass in der That von dieser Möglichkeit auch in ausgiebiger Weise Gebrauch gemacht wird, zeigt ein Blick in die neueste Litteratur. Für denjenigen Botaniker jedoch, der nicht spezieller die Litteratur der Chlorophyllkörper im Einzelnen verfolgt hat, stellt sich allmählich das Bedürfniss nach einer übersichtlichen Zusammenstellung dieser Terminologie heraus, und diesem Bedürfniss wollte die vorstehende Uebersicht, die hoffentlich vollständig ist, abzuheffen suchen.

1) Monatsberichte der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin vom November 1879.

Chlorophyllkörper mittheilte. Es gelang Pringsheim, durch eine bestimmte Behandlung der Chlorophyllkörper mittelst Salzsäure ein Oel aus denselben auszuziehen und alsdann an den entölten Chlorophyllkörpern eine schwammförmig-poröse Struktur nachzuweisen. „Die Constanz und Gleichmässigkeit, mit welcher dieser schwammförmig-poröse Bau bei vorsichtiger Behandlung bei allen Chlorophyllkörpern hervorgerufen wird, erweist“ nach Pringsheim (p. 15 des Sep.-Abdr.) denselben „als die normale Struktur“ dieser Chlorophyllkörper. „Die festen Bestandtheile bilden das Gerüste, das Oel und der in demselben gelöste Chlorophyllfarbstoff durchtränken dasselbe und füllen seine Poren aus.“ „Nur die völlige Durchtränkung mit Oel lässt dasselbe im normalen Zustande homogen erscheinen.“

Dieselben Resultate finden sich dann später in Pringsheim's ausführlicher Arbeit „Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze“<sup>1)</sup> weiter ausgeführt. „Die feste Grundsubstanz der Chlorophyllkörper, die ihre Form bestimmt, bildet“ „ein schwammförmiges Gerüste, welches im normalen Zustande von dem ölartig-flüssigen Träger des Farbstoffs und dem Hypochlorin durchtränkt ist“. Dieses schwammförmige Gerüste lässt sich durch eine Reihe verschiedenartiger Prozeduren von dem Oele befreien und isolirt zur Anschauung bringen. Gerade der Umstand aber, dass die „verschiedenen Behandlungsweisen, durch Wärme, durch Salzsäure, durch Lösungsmittel, durch Licht ganz ohne Einfluss auf die Erscheinung sind, zeigt offenbar, dass in dem Bau der entfärbten Chlorophyllkörper sich die normale Struktur und Organisation derselben im natürlichen Zustande ausdrückt“. Die Annahme, dass jene schwammförmig-poröse Struktur der entölten Chlorophyllkörper durch die Einwirkung der verschiedenen genannten Agentien aus der Struktur der intakten lebenden Chlorophyllkörper erst secundär hergestellt worden sei, wird somit nach Pringsheim durch die Uebereinstimmung der Wirkungsweise jener so sehr verschiedenen Agentien widerlegt.

Inzwischen hatte Frommann an den lebenden Chlorophyllkörpern selbst eine feinere Struktur nachgewiesen. Im Anschluss an seine Untersuchungen über die feinere Struktur des lebenden Protoplasmas fand er auch in den lebenden Chlorophyllkörpern der Phanerogamen

1) Pringsheim, Jahrbücher für wissensch. Botanik. Bd. XII. p. 311 ff.



eine sehr feine, netzfibrilläre Struktur deutlich erkennbar, das ganze Chlorophyllkorn durch ein Netzgerüste grün gefärbter Fibrillen dargestellt.

Die erste Publikation<sup>1)</sup> einer solchen netzfibrillären Struktur lebender Chlorophyllkörper (von Rhododendron und Dracaena, Februar 1879) durch Frommann reicht noch vor die Veröffentlichung der erwähnten Untersuchungen Pringsheim's (November 1879) zurück. Doch blieben diese Mittheilungen Frommann's unter den Botanikern zunächst ganz unbeachtet. Erst seine ausführlichere Veröffentlichung<sup>2)</sup> aus dem Jahre 1880 lenkte etwas mehr die Aufmerksamkeit auf sich, ohne dass jedoch diese Anschauungen Frommann's botanischerseits Zustimmung zu finden vermochten<sup>3)</sup>.

Die Frage, inwieweit die beschriebene netzfibrilläre Struktur der lebenden Chlorophyllkörper mit dem schwammig-porösen Bau der Chlorophyllkörper, den Pringsheim beobachtet hatte, zusammenfalle, hat Frommann auch in seiner zweiten grösseren Abhandlung, die nach Pringsheim's erster Publikation erschienen ist, nicht weiter berührt. Dieser letzteren Frage aber bin ich selbst in meiner Abhandlung über die „Chromatophoren der Algen“ näher getreten.

Ich fand nämlich bei meiner Untersuchung der Chromatophoren der Algen einerseits Frommann's Angaben bestätigt<sup>4)</sup>, insofern ich bei mehreren Algen im lebenden Zustande eine sehr feine (an-

1) Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft für Medicin und Naturwissenschaften 1879, p. 56. Sitzung am 21. Februar.

2) Frommann, Beobachtungen über Struktur und Bewegungserscheinungen des Protoplasmas der Pflanzenzellen. Jena 1880.

3) Dieses letztere Resultat hat zum grossen Theile darin seinen Grund, dass der Verfasser, abgesehen von der geringen Uebersichtlichkeit seiner Darstellung, manche Angaben mittheilt, die mit der heutigen botanischen Zellenlehre nicht zusammenzureimen sind und offenbar auf irrthümlichen Beobachtungen oder Deutungen beruhen. Allein diese Thatsache vermag doch durchaus nicht den Werth der zahlreichen richtigen neuen Beobachtungen, die Frommann's Abhandlung enthält, zu entkräften und rechtfertigt keineswegs die Geringschätzung, mit der z. B. Arthur Meyer (das Chlorophyllkorn p. 15) über Frommann's Arbeiten hinweggehen zu dürfen glaubt.

4) Allerdings hatte ich „eine so deutliche feinnetzige Struktur, wie sie Frommann“ für einige Chlorophyllkörper abgebildet hatte, bei den Algen „nirgends an lebenden Chromatophoren zu unterscheiden vermocht“. (Vgl. Chromatophoren der Algen p. 29. Anm. 1.)

scheinend netzige) Struktur der Chromatophoren nachzuweisen vermochte (p. 29); andererseits konnte ich, durchaus in Uebereinstimmung mit Pringsheim's Angaben, bei zahlreichen Algen durch Behandlung mit verschiedenen Reagentien eine schwammförmig-poröse Struktur der Chromatophoren sichtbar machen (p. 30); ausserdem aber gelang es mir, durch Behandlung der Chromatophoren mittelst Pikrinsäure vielfach die ersterwähnte Struktur der lebenden Chromatophoren zu erhalten, resp. an Chromatophoren, die mir im lebenden Zustande strukturlos erschienen, eine analoge feinere Struktur sichtbar zu machen. Beim Vergleiche dieser verschiedenen Strukturen fand ich nun, dass die Gerüste Pringsheim's in den meisten Fällen nicht einfach identisch waren mit den Strukturen, die an lebenden oder gut gehärteten Chlorophyllkörpern sichtbar wurden, von diesen vielmehr durch ein mehr grobmaschiges, deutlich schwammig-poröses Gefüge sich unterschieden<sup>1)</sup>. Daher glaubte ich, bei der Beantwortung der Frage nach der ursprünglichen Struktur der intakten Chromatophoren nur die Resultate berücksichtigen zu sollen, welche an gut gehärteten Chromatophoren (die, wie gesagt, mit den lebend untersuchten Chromatophoren vielfach vollständig übereinstimmten) gewonnen waren, um meine Auffassung vom feineren Bau der intakten Chromatophoren gegen den Einwurf, dass es sich nur um sekundäre Desorganisations-Erscheinungen handle, vollständig sicher zu stellen. Diese Beobachtungen an gut gehärteten und an lebenden Chromatophoren aber veranlassten mich, in Uebereinstimmung mit Frommann den Chromatophoren der Algen allgemein eine sehr feine Netzstruktur mit gefärbten Netzfibrillen zuzuschreiben.

In der Annahme einer feinen Gerüststruktur der Chlorophyllträger stimmte ich somit nicht nur mit Frommann, sondern auch mit Pringsheim vollständig überein. Allein die Chromatophoren-

---

1) Dass in ähnlicher Weise die feinere Struktur des Zellkerns durch Alkohol, verdünnte Salzsäure, verdünnte Pikrinsäure u. s. w. nicht vollständig unverändert erhalten, vielmehr vielfach modifiziert wird, das ist heutzutage unter den Histologen eine allgemein anerkannte Thatsache. Die Strukturen, die durch derartige Reagentien an Zellkernen nachgewiesen werden, gelten deshalb allgemein für sehr zweifelhaft, solange nicht ihre Identität mit der Struktur lebenden oder gut gehärteten Materiales nachgewiesen worden ist. Die Erfahrung aber hat gelehrt, dass diese Identität selten eine vollständige ist, dass die genannten Reagentien an Zellkernen meist allerlei Veränderungen der Struktur hervorrufen.



Gerüste, die Pringsheim abgebildet hat, vermochte ich nicht als die unveränderten Gerüste der intakten Chromatophoren anzuerkennen, glaubte vielmehr dieselben als mehr oder weniger veränderte Gestalten, die durch die Einwirkung der Reagentien aus den ursprünglichen Gerüsten hergestellt wurden<sup>1)</sup>, deuten zu müssen. Und ebenso vermochte ich mich der Annahme, dass nicht nur das ganze Gerüstwerk selbst von einer gefärbten Lösung durchtränkt, sondern auch die Hohlräume des Gerüsts von dieser Lösung erfüllt seien, nicht anzuschließen, entnahm vielmehr mit Frommann den beobachteten Thatsachen die Hypothese (p. 36 Anm. 2), dass nur die Fibrillen des Gerüsts gefärbt seien, die Zwischenräume des Gerüsts aber von einer farblosen Flüssigkeit erfüllt würden. —

Neuerdings sind nun noch von verschiedenen anderen Seiten über die feinere Struktur der Chromatophoren Angaben gemacht worden, die von den Resultaten meiner Beobachtungen mehr oder weniger weit abweichen. Es sei deshalb hier auf Grund einer wiederholten Prüfung der vorliegenden Frage, wodurch mir meine bisherige Auffassung durchaus bestätigt ward, auf diese neueren Angaben über die feinere Struktur der Chromatophoren etwas näher eingegangen.

Zunächst seien dabei die Angaben von Klebs über die Chromatophoren der Euglenen berücksichtigt.

Nach Klebs<sup>2)</sup> nämlich geht die Einwirkung von Quellungsmitteln auf die Chromatophoren bei allen Arten der Euglenen in der Weise vor sich, dass „radiale, meist etwas geschlängelte, dichtere Streifen zwischen der Peripherie und der stark gequollenen Mitte auftreten, getrennt durch hellere Zwischenräume“. „Es gelingt“ ferner „durch mechanischen Druck, der oft wie ein Quellungsmittel

1) Die Art und Weise dieser Umwandlung des ursprünglichen, sehr feinen Gerüsts in ein grobmaschiges Gerüstwerk versuchte ich (l. c. p. 32 Anm. 1) nach Analogie der Veränderungen, die in dem feinnetzigen Protoplasma durch Einwirkung gewisser Reagentien hervorgerufen werden, zu erklären und verständlich zu machen, ohne dass ich jedoch auf diesen Versuch ein besonderes Gewicht legen möchte.

2) Klebs, Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen. (Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen I. 2.) p. 36—39;



wirkt, die Streifung in den Chlorophyllträgern von *Euglena* dieses hervorzurufen, ohne dieselbe in ihrem Leben zu schädigen. Hat der Druck nicht zu stark gewirkt, so geht nach einigen Stunden, genau wie bei dem durch Druck aufgequollenen Cytoplasma oder Kern, die Quellung zurück, das normale Aussehen zeigt sich wieder. Diese sehr charakteristische Quellungsart der Chlorophyllträger spricht ohne Zweifel für eine Differenzierung ihrer Substanz in stärker und schwächer quellungsfähige radiale Streifen. Ob die nach Einwirkung von Pikrinsäure hervortretende feinnetzige Struktur, die Schmitz für Farbstoffträger beschreibt, eine ursprüngliche, dem Leben eigene ist, könnte zweifelhafter sein.“

Was zunächst diese letztere Bemerkung betrifft, so hatte ich selbst die feine (als netzig gedeutete) Struktur, die ich an Pikrinsäure-Präparaten beschrieben habe, „zuweilen“ auch „bereits am lebenden Materiale“ beobachtet, wo dieselbe denn doch wohl sicher eine „ursprüngliche, dem Leben eigene“ Struktur sein dürfte, und hatte ferner den Pikrinsäure-Präparaten gerade deshalb (cf. p. 29 u. p. 32) ein besonderes Zutrauen geschenkt, weil die Pikrinsäure, „wie die direkte Beobachtung lehrt, die feinsten erkennbaren Struktur-Eigenthümlichkeiten des Protoplasmas, die feinsten Protoplasmafäden u. s. w. in den meisten Fällen fast unverändert in ihrer Gestalt zu erhalten pflegt“, und weil an solchen Präparaten die „gehärteten Chromatophoren in ihrer Gesamtförmigkeit unverändert“ erscheinen. Aus diesem Grunde erschien es mir gar nicht zweifelhaft, dass die feinere Struktur, die an solchen Präparaten hervortrat, mit weit grösserer Sicherheit als ursprüngliche Struktur der lebenden Chromatophoren angesprochen werden könne als die Strukturen, welche bei Anwendung anderer Reagentien (zu denen namentlich auch Wasser zu zählen ist) sichtbar zu machen sind.

Was nun aber speziell die Chromatophoren der *Euglenen* betrifft, so sagt darüber Klebs selbst (l. c. p. 38), dass sie „die empfindlichsten Organe der *Euglene*“ darstellen, „welche immer zuerst unter der Ungunst äusserer Verhältnisse leiden. Charakteristisch für alle in die Länge gestreckten Chlorophyllträger ist es, dass sie, sobald die äusseren Bedingungen sich in ungünstiger Weise verändern, scheibenförmig werden“. Und speziell für die Chromatophoren von *Euglena* dieses fügt er hinzu, dass sie „sich bei Einwirkung sehr

verschiedener Mittel, wie Druck, Hitze, Alkaloide, Salze, Farbstoffe abrunden und sich dabei zusammenziehen“. Gerade solche „durch Druck aufgequollene“ und abgerundete Chromatophoren von *E. deses* und ein „in Wasser“ aufgequollenes Chromatophor von *E. velata* aber bildet er dann ab (l. c. Taf. II Fig. 7), um die erwähnte Struktur, die nach ihm „ohne Zweifel“ für eine feinere Differenzirung der Chromatophoren „in stärker und schwächer quellungsfähige radiale Streifen“ sprechen soll, zu veranschaulichen. — Durch Anwendung von Untersuchungsmethoden, die nach Klebs' eigener Darstellung nicht einmal die äusseren Gestaltumrisse der Chromatophoren intakt erhalten, soll also die ursprüngliche innere Struktur derselben so vollständig unverändert erhalten werden, dass man dieselbe mit Sicherheit erkennen kann!!

Die Streifung selbst, die Klebs beschreibt, habe ich sehr schön an den Chromatophoren von *E. granulata* beobachten können. Zerquetscht man eine solche Euglene in Wasser, sodass nun die Chromatophoren „in Wasser“ aufquellen, so nehmen dieselben zunächst die Gestalt abgerundeter flacher Scheiben an; dann treten immer deutlicher feine radiale Streifen hervor, während der Aussencontour der Scheibe mehr und mehr unregelmässig gekerbt erscheint; darauf platzen nach einander einzelne der vorspringenden Wülste des Randes und fallen zusammen, indem die radial gestreckten Vakuolen, deren Schwellung das Hervortreten jener Wülste veranlasste, sich nach aussen entleeren.

Bei diesen Vorgängen handelt es sich meines Erachtens um Desorganisations-Erscheinungen, die beim Absterben der Chromatophoren eintreten, Erscheinungen derselben Art, wie sie beim Absterben von Chromatophoren in so mannigfaltig verschiedener Weise zu beobachten sind. Solche Gestaltungsvorgänge finden natürlich überall nur auf Grund der ursprünglichen feineren Struktur der Chromatophoren statt, sind aus dieser ursprünglichen Struktur durch Umänderung hervorgegangen. Allein sie sind doch immer Veränderungen dieser ursprünglichen Struktur und können deshalb zur Ermittlung dieser letzteren nur dann verwerthet werden, wenn zuvor genau bekannt ist, durch welche Art von Veränderung die bekannte modifizierte Struktur aus der ursprünglichen hervorgegangen ist. Dies letztere aber ist bisher bei der Desorganisation der Chromatophoren

durch Wasser noch keineswegs der Fall; und deshalb erscheinen mir jene Erscheinungen, welche die Chromatophoren der Euglenen beim Quellen in Wasser aufweisen, zur Zeit noch vollständig unbrauchbar, um die feinere Struktur der intakten Chromatophoren lebender Euglenen festzustellen.

Nun aber beschreibt Klebs (l. c. p. 37) ausdrücklich, dass er dieselben Erscheinungen wie beim Quellen der Chromatophoren in Wasser auch durch Anwendung von mechanischem Druck erzielt habe, ohne dass von einem Absterben die Rede gewesen wäre. „Es gelingt durch mechanischen Druck, der oft wie ein Quellungsmittel wirkt, die Streifung in den Chlorophyllträgern von *Euglena* dieses hervorzurufen, ohne dieselbe in ihrem Leben zu schädigen. Hat der Druck nicht zu stark gewirkt, so geht nach einigen Stunden, genau wie bei dem durch Druck aufgequollenen Cytoplasma oder Kern, die Quellung zurück, das normale Aussehen zeigt sich wieder.“

Ich selbst habe leider von *E. deses* ausreichendes Material nicht zur Verfügung gehabt, um diesen Versuch zu wiederholen. Die Beschreibung des Versuches aber, die Klebs giebt, ist bei der Wichtigkeit des erzielten Resultates leider eine allzu kurze. Klebs sagt leider nichts darüber, ob er wirklich an demselben Individuum, an dem er vorher die Streifung der Chlorophyllträger deutlich gesehen hatte, nach einigen Stunden eine Rückkehr der letzteren zu normalem Aussehen constatirt hat; und ebenso giebt er keine genauere Auskunft darüber, ob in den Chromatophoren nach einigen Stunden nur die Streifung verschwunden war, die Contraktion und Abrundung der Gestalt, die nach seiner Angabe (p. 38) bei Anwendung von Druck eintritt, aber noch zurückgeblieben war, oder ob diese Chromatophoren wirklich die typische Gestaltung der betreffenden Spezies wieder angenommen hatten und wirklich weiterlebten. Bei dieser Unvollständigkeit der Angaben von Klebs, die allen meinen eigenen Erfahrungen an Chromatophoren vollständig widersprechen<sup>1)</sup>, wage ich es nicht, die beschriebene Beobachtung zur

1) Meinen eigenen Erfahrungen zufolge sind die Chromatophoren vielmehr überall sehr empfindliche Organe des Zell-Protoplasmas, die durch die verschiedensten äusseren Einwirkungen sehr leicht desorganisirt werden. Speziell alle Quellungs-Erscheinungen von Chromatophoren muss ich bis zum Beweis des Gegentheils für Anzeichen einer Desorganisation, Anzeichen des Absterbens der betreffenden Chromatophoren betrachten (vgl. weiterhin p. 161 Anm. 2).



Ermittelung des feineren Baues der Chromatophoren von E. dieses zu verwerthen.

Leider aber haben sich auch meine eigenen Methoden zur Ermittlung des feineren Baues der Chromatophoren, die Beobachtung lebenden oder gut gehärteten Materiales, bei den Euglenen bisher als erfolglos herausgestellt. Ich habe an den Chromatophoren dieser Organismen eine feinere Struktur bisher noch in keiner Weise zu constatiren vermocht und kann deshalb nur aus der Analogie der deutlich durchsichtigen Chromatophoren anderer Pflanzen die Hypothese herleiten, dass auch den Chromatophoren der Euglenen eine feinnetzige Fibrillenstruktur eigen sei. —

Während so Klebs ausschliesslich die feinere Struktur der Chromatophoren von *Euglena* berücksichtigt, ist von mehreren anderen Seiten die Frage nach der feineren Struktur der Chromatophoren allgemein erörtert worden.

So hat zunächst Tschirch in mehreren Mittheilungen<sup>1)</sup>, die hauptsächlich den Chlorophyllfarbstoff behandeln, auch über die Struktur der Chlorophyllträger seine Ansicht dargelegt. Die beiden ersten dieser Mittheilungen (aus dem April, resp. Juni 1882) lernte ich erst kennen, als es zu spät war, dieselben noch in meiner Abhandlung über die „Chromatophoren der Algen“ zu berücksichtigen, es seien dieselben deshalb hier im Zusammenhang mit den späteren Mittheilungen desselben Autors besprochen.

Aus den zerstreuten Angaben aller dieser Mittheilungen erhellt nun, dass nach Tschirch die Grundsubstanz des einzelnen Chlorophyllträgers ein schwammartiges Gerüst darstellt, welches von einer ölartigen Masse (Lipochlor Pringsheim's), die den Chlorophyllfarbstoff enthält, durchtränkt ist; diese gefärbte Lösung aber erfüllt „durchaus nicht als homogene Masse das ganze Korn“, sondern

1) Tschirch, Vorläufige Mittheilung über das Chlorophyll (Sitzb. d. bot. Vereins der Prov. Brandenburg. XXIV. Sitzung am 28. April 1882) (zum grössten Theile abgedruckt im Bot. Centralblatt [1882] Bd. XI. p. 107—109), Beiträge zur Hypochlorinfrage (Abhandl. d. bot. Vereins der Prov. Brandenburg. XXIV. p. 124 bis 134), Untersuchungen über das Chlorophyll (III) (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft I. p. 137—149, p. 171—181), Zur Morphologie der Chlorophyllkörner (Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. I. p. 202—207).

kleidet „etwa als dichter Wandbeleg die Wandungen der Maschen“ aus; das ganze schwammartige „Chlorophyllkorn“ aber ist nach aussen begrenzt durch eine dünne hyaline Plasmamembran, die als wesentlicher Theil dem Chromatophor selbst zugehört.

In seiner Auffassung des feineren Baues der Grundsubstanz schliesst sich Tschirch somit vollständig Pringsheim an und lässt diese Grundsubstanz ein schwammartiges Gerüste darstellen, das in dem einzelnen Chlorophyllkörper namentlich durch Einwirkung von Säuren sichtbar zu machen ist. Er beschreibt die Darstellung dieses Gerüstes durch Einwirkung der Säure auf ein intaktes Chlorophyllkorn, z. B. einer Elodea-Zelle <sup>1)</sup>, in der Weise, dass zuerst das bisher grüne Korn sich gelb färbt, während noch „nichts von irgend einer Struktur am Korn zu bemerken“ ist, dasselbe vielmehr „als eine homogene Masse“ „erscheint“. „Bald jedoch treten die Wirkungen der Quellung, die die Säure an dem Plasmagerüst des Kornes hervorruft, dadurch klar hervor, dass das Maschenwerk des Gerüstes deutlich sich von den Balken abhebt“. — Die Frage, inwieweit dieses Gerüste bereits im Inneren des intakten Chlorophyllträgers vorhanden sei, wird von Tschirch nirgends näher berührt, vielmehr einfach die Identität dieses Gerüstes, das durch Säuren dargestellt worden ist, mit der Struktur der Grundsubstanz intakter Chlorophyllträger vorausgesetzt. Ich habe schon oben hervorgehoben, dass meine eigenen Beobachtungen mich dazu geführt haben, eine solche vollständige Identität in Abrede zu stellen, das schwammförmige Gerüste der Säure-Präparate als eine Modifikation des ursprünglichen Gerüstes lebender Chromatophoren anzusehen.

Wie somit Tschirch seine Auffassung von der Gestaltung der Grundsubstanz hauptsächlich auf Säure-Präparate, nicht auf die Beobachtung lebender Chlorophyllträger stützt, so sind es wohl auch weniger Beobachtungen an lebenden Chromatophoren mit deutlich erkennbarer Struktur, als wesentlich theoretische Spekulationen, die seine Ansicht über die Vertheilung der färbenden Lösung im lebenden Chlorophyllträger veranlasst haben. In seinen Beiträgen zur Hypochlorinfrage (p. 125) lässt er durch das Quellen der „Balken des Plasmagerüstes“ „die Maschen verengert und die Masse, welche der

---

1) Abhandl. d. Bot. Vereins d. Prov. Brandenburg XXIV. p. 125.

Schwamm durchtränkt, das Lipochlor Pringsheim's, — heraus-  
gepresst werden“. Darnach muss man annehmen, dass seiner da-  
maligen Ansicht nach eine grün-gefärbte Flüssigkeit die Hohlräume  
des (farbloser?) Plasmagerüstes erfüllt. Allein neuerdings<sup>1)</sup> sagt er  
ausdrücklich: „Ich meine, dass der Chlorophyllfarbstoff wahrschein-  
lich in einer Flüssigkeit der Art der ätherischen Oele gelöst, den  
Plasmaschwamm durchtränkt, aber durchaus nicht als homogene  
Masse das ganze Korn erfüllt, sondern etwa als dichter Wandbeleg  
die Wandungen der Maschen auskleidet“. Darnach also wären die  
Hohlräume des Plasmagerüstes von farbloser Flüssigkeit durchsetzt,  
die Balken des Gerüstes aber (die selbst doch wohl farblos sein  
sollen) an ihrer Oberfläche von grüner Farbe überzogen. „Es stimmt  
dies auch zu der Vorstellung, dass der Chlorophyllfarbstoff der zu  
assimilirenden Kohlensäure die grösstmögliche Oberfläche darbieten  
müsse. Das Stroma ist daher nach meiner Auffassung nur schwamm-  
artig, um diese feine Vertheilung des Farbstoffs zu ermöglichen.“

Diese letzteren Sätze geben wohl den eigentlichen Grund an, der  
Tschirch zu jener Auffassung von der Vertheilung der färbenden  
Substanz im Inneren des lebenden Chlorophyllkorns veranlasst hat.  
Denn die direkte Beobachtung selbst mit den stärksten Vergrösse-  
rungen (Oel-Immersionen  $\frac{1}{12}$  und  $\frac{1}{18}$ ) lässt dies nicht erkennen.  
Diese Beobachtung vermag nicht einmal zu entscheiden, ob gefärbte  
Fibrillen einen farblosen Hohlraum durchsetzen, oder ob die Zwischen-  
räume eines farblosen Fibrillengerüstes von gefärbter Flüssigkeit er-  
füllt sind. Ich glaube mich für das erstere entscheiden zu sollen,  
ohne dass ich jedoch wagen möchte, diese Entscheidung als die  
allein richtige hinzustellen. Ob aber dabei diese gefärbten Fibrillen  
in ihrer ganzen Masse grüngefärbt sind oder nur an ihrer Oberfläche  
von grüner Farbe überzogen, das vermag ich mit den jetzigen op-  
tischen Hilfsmitteln ganz und gar nicht zu erkennen. Hier können  
nur theoretische Gründe diese oder jene Auffassung als die wahr-  
scheinlichere hinstellen; und so hat wohl auch Tschirch durch  
die erwähnten Spekulationen über den Zweck der schwammartigen  
Struktur des Stromas zu seiner Auffassung sich bestimmen lassen. —

Ebenso haben wohl auch wesentlich theoretische Gründe Tschirch

1) Berichte d. deutsch. bot. Ges. p. 206.



zu der Annahme seiner hyalinen Plasmahaut der Chlorophyllträger veranlasst. Ja, es scheint wesentlich die Pfeffer'sche Lehre, dass, wie Tschirch sich ausdrückt, „alle geformten Plasmakörper, gleichviel ob sie in Körnerplasma eingebettet oder von Zellsaft umgeben sind“, von einer Plasmahaut umhüllt seien, das Motiv zu sein, das Tschirch zu der Annahme dieser Plasmahaut der Chlorophyllträger veranlasste und ihn dieselbe in einigen Beobachtungsthatsachen direkt wahrnehmen liess. Ich selbst habe eine solche hyaline Plasmahaut bei meiner Beschreibung der Chromatophoren der Algen gar nicht erwähnt und kann auch jetzt von dem Vorhandensein derselben mich nicht überzeugen; deshalb sei hier auf die Gründe, die Tschirch für das Vorhandensein derselben anführt, und durch welche er die Existenz derselben neuerdings gegen die Angriffe von Arthur Meyer<sup>1)</sup> vertheidigt<sup>2)</sup>, etwas näher eingegangen.

Was zunächst die Resultate der direkten Beobachtung lebender Chlorophyllträger betrifft, so behauptet Tschirch, diese Membran in mehreren Fällen „so klar und deutlich“ gesehen zu haben, dass er niemals über ihre Existenz im Zweifel gewesen sei. Als besonders günstige Beispiele hierfür nennt er namentlich die Zellen von *Nitella* (speziell die Ränder des sg. Interferenzstreifens und der „nackten Stellen“, die man durch intensive Beleuchtung nach Pringsheim's Methode herstellen kann) und *Elodea* und citirt weiterhin auch die Blätter von *Mnium*, bei welchen es ihm ebenfalls „stets scheinen“ wollte, „als ob ausnahmslos eine Plasmamembran um jedes Korn vorhanden sei“. Weniger Gewicht legt er darauf, dieselbe Beobachtung bei „allen bisher untersuchten Landpflanzen“ gemacht zu haben, da hier leicht infolge der Einwirkung des Wassers (des Beobachtungstropfens) pathologische Neubildungen an den Chlorophyllträgern vorliegen könnten, während dies bei den erstgenannten Pflanzen ja nicht möglich sei.

Demgegenüber muss ich meinerseits hervorheben, dass ich niemals an lebenden Zellen weder bei Phanerogamen und Archeogoniaten, noch bei Algen (und diese befinden sich doch im Wasser des Beobachtungstropfens in ihrem natürlichen Medium) eine deut-

1) Arthur Meyer, das Chlorophyllkorn (Leipzig 1883). p. 13.

2) Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft I. p. 202—206.

lich und scharf conturirte hyaline Haut um die Chromatophoren unterscheiden konnte; nur undeutliche Interferenzlinien begleiteten den Randcontur der Chromatophoren und ahmten wohl zuweilen eine solche Plasmahaut nach<sup>1)</sup>. Allein gleichwohl könnte ja doch eine solche hyaline Plasmahaut vorhanden sein, die der direkten Beobachtung der lebenden Zelle entgeht, weil sie sich zu wenig von dem umgebenden Protoplasma unterscheidet; kennen wir ja doch heutigen Tages genug Bildungen im Inneren des Protoplasmas, die der direkten Beobachtung lebender Zellen sich entziehen. Deshalb zog ich gut gehärtete und gefärbte Präparate der verschiedensten Pflanzen zu Rathe. Allein vergeblich; nirgends vermochte ich eine scharf conturirte Haut um das einzelne Chromatophor zu erkennen. Die Protoplasmaplatte, welche benachbarte Chromatophoren trennt, erwies sich überall in direktem und unmittelbarem Zusammenhang mit dem übrigen Protoplasma der Zelle, nirgends war ein besonderes Plasmahäutchen differenzirt<sup>2)</sup>.

1) Für die Zellen von *Elodea* giebt Tschirch (Berichte d. deutsch. bot. Ges. p. 204) an: „Die Plasmamembran ist hier übrigens auch an freischwimmenden Körnern deutlich sichtbar“. Ich habe ein ganzes unverletztes Blatt von *Elodea* im Beobachtungstropfen untersucht, sodass also pathologische Veränderungen der lebenden Chlorophyllkörper wohl zweifellos ausgeschlossen waren, vermochte aber von einer feinen hyalinen Haut rings um die einzelnen Chlorophyllkörper nichts zu erkennen. Wohl aber sah ich bei gewisser Einstellung des Mikroskopes jedes einzelne Chlorophyllkörperchen von einem ganz schmalen, deutlich abgesetzten Lichthof rings umgeben, der sehr wohl eine Hyaloplasmahaut vortäuschen könnte. Sollte Tschirch etwa diesen Lichthof als Hyaloplasmahäutchen gedeutet haben? Dann wäre es freilich begreiflich, dass er auch „an den Chlorophyllkörnern aller bisher untersuchten Landpflanzen stets eine Plasmamembran beobachtete“.

2) Zur Stütze der hyalinen Plasmamembran der Chlorophyllkörper führt Tschirch wiederholt an, dass eine solche Membran in mehreren Fällen auch schon von Naegeli beobachtet worden sei. An der citirten Stelle (Naegeli und Schwendener, das Mikroskop II. Aufl. p. 549–550) aber sind die Erscheinungen des Aufquellens, die an den Chlorophyllkörpern verschiedener Pflanzen bei der Einwirkung von Wasser hervortreten, näher beschrieben. Ein dünnes Häutchen, das von einer einseitig vorquellenden Vakuole blasenartig sich abhebt, wird dabei als hyaline Plasmamembran des Chlorophyllkörpers beschrieben, ohne jeden Beweis, dass dieses Häutchen auch an dem lebenden unveränderten Chlorophyllkörper bereits existirt habe. Die neueren Arbeiten auf dem Gebiete der Zellenlehre dürften aber doch wohl zur Genüge gezeigt haben, dass Wasser an freigelegten Plasmakörpern die mannigfaltigsten Erscheinungen der Desorgani-



Doch, könnte eine solche Plasmamembran nicht gleichwohl vorhanden sein, nur vielleicht von allzu geringer Dicke, um als scharf conturirte Haut sichtbar hervorzutreten? Allerdings ist diese Möglichkeit nicht in Abrede zu stellen; doch müsste jedenfalls die Annahme einer solchen Haut durch hinreichend gewichtige Momente gestützt werden, wenn nicht diese Annahme als eine willkürliche erscheinen soll. — Tschirch hat versucht, durch verschiedene Momente seine Annahme eines solchen Plasmahäutchens zu begründen und zu stützen.

Ein sehr wesentliches und wichtiges Moment ist für Tschirch zunächst die Thatsache, dass vielfach benachbarte Chlorophyllträger lebender Zellen (z. B. von *Nitella* oder *Elodea*), die einander seitlich sehr nahe gerückt sind, ihre bisher gerundete Gestalt in eine deutlich polyedrische verändern, als ob sie einander gegenseitig abplatteten. „Dennoch liegen“ dann die grünen Körper „nicht aneinander, sondern sind vielmehr durch eine allseitig gleich breite hyaline Zone von einander getrennt. Bestände diese Zone aus homogenem Plasma, das nicht zum Kerne gehört und in welchem die Körner nur eingebettet wären, so wäre nicht einzusehen, warum sich dann die Körner, die sich in diesem Falle dann ja gar nicht berühren würden, gegen einander abplatten sollten, sie würden dann vielmehr die natürliche elliptisch-runde Form besitzen wie alle in Plasma eingebetteten, sich nicht berührenden Chlorophyllkörner. „Die Körner müssen daher hier eine farblose Plasmamembran besitzen, die sie allseitig umgiebt und einen integrierenden Bestandtheil

ausmacht.“ Diese Erscheinung sation hervorruft. Speziell beim Studium der so ausserordentlich empfindlichen Chlorophyllkörner kann Wasser nicht vorsichtig genug verwendet werden, muss jede Erscheinung, die infolge der Einwirkung von Wasser hervortritt, stets mit äusserster Vorsicht aufgenommen werden. Jenes Plasmahäutchen, das durch Wasser an den absterbenden Chlorophyllkörpern abgehoben wird, ist aber, wie gesagt, anderwärts gar nicht sichtbar zu machen. So bleibt nichts anderes übrig, als dieses Häutchen, das Naegeli hier beschreibt, für eine der zahlreichen Desorganisationserscheinungen, die so häufig an Chlorophyllkörpern beobachtet werden, zu erklären.

In gleicher Weise hat auch schon Mohl (*Vegetabilische Zelle* [1851] p. 4 und Ueber den Bau des Chlorophylls [Bot. Zeitung 1855 p. 89 ff.]) die Existenz des Grenzhäutchens, das Naegeli beschrieben hatte, an lebenden intakten Chlorophyllkörpern in Abrede gestellt, das Häutchen der Chlorophyllkörper, die in Wasser gequollen sind, für ein Kunstprodukt erklärt,



eine farblose Plasmamembran besitzen, welche ein direktes Zusammenstossen der sich abplattenden grügefärbten Körper verhindert. —

Ein zweites Moment, das, wie es scheint, die Ansichten von Tschirch über den Bau der Chlorophyllträger nicht unwesentlich beeinflusst hat, ist die „Frage, wie es kommt, dass in der lebenden Pflanze an den Chlorophyllkörnern, die doch oft im sauren Zellsaft liegen“, die Bildung von Chlorophyllan unterbleibt. Diese Frage beantwortet nämlich Tschirch schon in seiner ersten Mittheilung<sup>1)</sup> dahin, dass die Chlorophyllträger durch ein dünnes Häutchen, welches „im lebenden Zustande für Säuren nicht permeabel“ ist, eben jenes hyaline Plasmahäutchen, umhüllt und geschützt seien, sodass „erst im Tode der saure Zellsaft an das Chlorophyll“ herantreten und Chlorophyllan bilden kann. Und ebenso hebt er auch späterhin<sup>2)</sup> die Bedeutung des Plasmahäutchens als Schutzorgan „gegen die Einwirkung schädlicher, im Plasma oder Zellsaft gelöster Agentien“ hervor: „Die Hyaloplasmahaut — schützt das Chlorophyllkorn sowohl gegen die Einwirkung der Pflanzensäuren des Zellsaftes, als gegen die Alkalien des Plasmas.“

Was nun diese angeblichen Funktionen des Hyaloplasmahäutchens im Einzelnen betrifft, so bedarf es zunächst in Wirklichkeit dieses Häutchens gar nicht, um die Chlorophyllträger gegen die schädlichen Einwirkungen der Säuren des Zellsaftes zu schützen, da, so weit die bisherigen Beobachtungen reichen, die Chlorophyllträger in der lebenden Zelle niemals mit dem Zellsaft in direkte Berührung kommen, vielmehr stets noch durch eine Schicht von Protoplasma von dem Zellsaft des Zelllumens und der Vakuolen getrennt sind. Die „Alkalien des Plasmas“ aber möchten wohl noch erst eines näheren Nachweises im lebenden Protoplasma bedürfen, bevor es nothwendig wird, für die Chlorophyllträger nach einem schützenden Organe gegen die Einwirkung derselben sich umzusehen. Des schützenden Organes, das Tschirch eben in jenem Plasmahäutchen postulirt, bedarf es also für den vorliegenden Zweck ganz und gar nicht; und erscheint somit auch das in Rede stehende Moment

1) Sitzungsab. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenburg. XXIV. Sitzung vom 28. April 1882.

2) Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. I. p. 138—139, ebenso p. 204—205.

keineswegs geeignet, einen zwingenden Grund für die Annahme eines Plasmahäutchens der Chlorophyllträger, das die direkte Beobachtung nicht nachzuweisen vermag, abzugeben. —

Das wichtigste Moment jedoch, durch welches anscheinend Tschirch zur Annahme eines Plasmahäutchens der Chlorophyllträger bestimmt worden ist, scheint mir durch die Lehre von der allgemeinen Verbreitung der sg. Plasmahäutchen gegeben zu sein.

Pfeffer hat bekanntlich auf Grund genauerer Untersuchung der osmotischen Eigenschaften lebenden Protoplasmas die Behauptung aufgestellt, dass eine dünne Grenzschicht von bestimmten charakteristischen Eigenschaften sämtliche Protoplasmakörper umhülle und die osmotischen Eigenschaften derselben bedinge.<sup>1)</sup> Diese Grenzschicht vergleicht er mit einer Niederschlagsmembran, wie sie bei Berührung zweier Lösungen, die mit einander Niederschläge erzeugen, gebildet wird. Dieser Vergleich aber hat vielfach dazu verleitet, dieses „Hyaloplasmahäutchen“ Pfeffer's wirklich als Niederschlagsmembran, als besondere, wenn auch oft sehr dünne, selbständige Haut aufzufassen, während von Pfeffer selbst ausdrücklich (Pflanzenphysiologie p. 32) nur die äusserste peripherische Schicht des Protoplasmas, welche durch bestimmte „physikalische, insbesondere diosmotische Eigenschaften“ ausgezeichnet ist, mit dem besonderen Namen „Hyaloplasmahäutchen“ belegt wird, ohne Rücksicht darauf, ob diese Schicht die morphologischen Eigenschaften eines selbständigen Häutchens besitze oder nicht.<sup>2)</sup> Sein Begriff „Hyaloplasmahäutchen“ oder kurz „Plasmahäutchen“ ist somit im Grunde gar kein morphologischer Begriff; und wenn er aus rein physikalischen Gründen das Vorhandensein eines solchen „Häutchens“ an der Peripherie eines jeden Protoplasmakörpers behauptet, so sagt er damit über das Vorhandensein eines besonderen selbständigen morphologischen Häutchens gar nichts aus, behauptet vielmehr nur, dass die peripherische Grenzschicht eines jeden Protoplasma-

1) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen p. 121 ff.

2) Es mag hier unerörtert bleiben, inwieweit Pfeffer im Verlaufe seiner „Osmotischen Untersuchungen“ die obige Definition von Hyaloplasmahäutchen, wie er sie auch jetzt noch in seinem Lehrbuch der Pflanzenphysiologie (p. 32) entwickelt, festgehalten hat, und ob er nicht selbst in der Vergleichung dieses Plasmahäutchens mit einer Niederschlagsmembran gelegentlich etwas zu weit gegangen ist.

körpers eben jene bestimmten „physikalischen, insbesondere diosmotischen Eigenschaften“ besitze. Dies kann aber natürlich auch in allen denjenigen Fällen stattfinden, in welchen die morphologische Forschung ein besonderes morphologisches Plasmahäutchen an der Aussenfläche des Protoplasmakörpers gar nicht aufzufinden vermag.

So erscheint es als eine allzuweit gehende Folgerung aus Pfeffer's Lehre, wenn man durch seine Postulirung<sup>1)</sup> eines „Plasmahäutchens“ die Existenz eines wirklichen morphologischen Häutchens zu begründen sucht.<sup>2)</sup> Ganz besonders aber ist dies der Fall, wenn man dies Verfahren auch noch auf die Chlorophyllträger auszudehnen versucht, von denen Pfeffer selbst (Pflanzenphysiologie p. 34) sagt: „Ob Zellkern, Chlorophyllkörner und andere geformte Gebilde innerhalb des Protoplasmas durch eine der Plasmamembran entsprechende peripherische Schicht abgegrenzt sind, ist nicht unwahrscheinlich, doch noch nicht sicher entschieden.“<sup>3)</sup> Dem Autor des Plasmahäutchens selbst erscheint es somit noch nicht sicher ausgemacht, ob die peripherische Schicht der Chlorophyllträger die entscheidenden „physikalischen, insbesondere diosmotischen Eigenschaften“ wirklich besitzt; um so weniger dürfte somit aus seiner Lehre die Existenz eines morphologischen Grenzhäutchens der Chlorophyllträger zu folgern sein. —

---

1) Pfeffer selbst sagt (Osmotische Untersuchungen p. 122): „Hinsichtlich des diosmotischen Austausches und der osmotischen Druckhöhe ist es gleichgültig, ob die fragliche peripherische Schicht des Protoplasmas für sich nach ihrem Cohäsionszustande als Membran anzusprechen ist oder nicht. — Ob diese peripherische Schicht eine Membran ist, oder nicht, ist eben eine neue Frage.“ Und ebenso heisst es l. c. p. 123: „Die — Unterscheidung einer Plasmamembran ist nur mit Rücksicht auf diosmotisches Verhalten vorgenommen und in morphologischer Hinsicht vielleicht überhaupt nicht geboten.“

2) Es gehört nicht zu der vorliegenden Erörterung eine Entscheidung der Frage, ob es zweckmässiger sein dürfte, mit Pfeffer die entscheidenden „physikalischen, insbesondere diosmotischen Eigenschaften“ ausschliesslich der peripherischen Schicht des Protoplasmakörpers beizulegen oder dieselben als Eigenschaften des ganzen lebendigen Protoplasmaleibes, die in besonders hohem Grade in dem dichteren Theile desselben, dem sog. Hautplasma, lokalisiert sind, aufzufassen.

3) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen p. 147—148: „Ob die Plasmamembran“ der Chlorophyllkörper „schon innerhalb des Protoplasmas besteht, kann natürlich aus diesen Beobachtungen nicht sicher entnommen werden und zur Zeit vermag ich diese Frage nicht zu beantworten.“



Alle die angeführten Momente, auf die sich Tschirch bei seinem Versuche, das Vorhandensein eines Plasmahäutchens an der Aussenfläche der Chlorophyllträger nachzuweisen, stützt, erscheinen somit keineswegs geeignet, das Vorhandensein dieses Häutchens sicher zu stellen. Die direkte Beobachtung aber vermag, wie schon gesagt, ebenfalls nicht, dieses Häutchen nachzuweisen. Da bleibt meines Erachtens nichts anderes übrig, als von der Annahme eines solchen hyalinen Grenzhäutchens der Chromatophoren vor der Hand, so lange nicht entscheidendere Beweise für die Existenz desselben beigebracht werden können, ganz und gar abzusehen. —

In dieser Beurtheilung des hyalinen Plasmahäutchens der Chlorophyllkörper stimme ich vollständig mit Arthur Meyer überein, der in seiner Monographie<sup>1)</sup> über „das Chlorophyllkorn“ (p. 13) sich ebenfalls gegen die Existenz eines solchen Häutchens ausgesprochen hat. Dagegen weichen die Ansichten dieses Autors über die feinere Struktur lebender Chlorophyllkörper nach einer anderen Richtung hin nicht unwesentlich von den Ergebnissen meiner eigenen Beobachtungen über die Chromatophoren der Algen ab.

Nach Meyer's Auffassung nämlich besteht das lebende Chromatophor aus einer farblosen (oder vielleicht ganz schwach gefärbten) Grundmasse, welcher zahlreiche kleine, „dunkelgrüne Körner oder Kugeln“ (p. 23), von Meyer „Grana“ genannt, in unregelmässiger Vertheilung eingelagert sind. In diesen Grana ist die Hauptmasse der grünen färbenden Substanz des Chromatophors, wahrscheinlich einer farblosen Grundmasse beigemischt, enthalten. Wirkt Wasser auf ein Chromatophor ein, so wird entweder das ganze Korn homogen oder es höhlen sich die Grana aus, das ganze Chromatophor erhält infolgedessen eine vakuolig-poröse Struktur. Ebenso erhält dasselbe durch Einwirkung von Alkohol eine eigenthümlich schwammig-poröse Beschaffenheit, während Ueberosmiumsäure die Chlorophyll-

1) Eine kurze vorläufige Mittheilung über die gewonnenen Resultate hat A. Meyer auch in Nr. 48 des Botan. Centralblattes von 1882 (Bd. XII Nr. 9) unter dem Titel „Ueber Chlorophyllkörner, Stärkebildner und Farbkörper“ veröffentlicht.

träger in ihrer ursprünglichen Gestalt sofort erhärtet und auch die Grana unverändert erhält.

Darnach stimmt also Meyer zunächst darin vollständig mit mir überein, dass durch die Einwirkung von Alkohol auf die Chlorophyllkörper ein Gerüst hergestellt wird, das nicht einfach identisch ist mit der Struktur der Grundsubstanz des intakten Chromatophors, vielmehr aus letzterer erst hergestellt wird. Ebenso findet er, wie auch ich für die Chromatophoren der Algen angab, dass durch gewisse schnell erhärtende Reagentien die ursprüngliche feinere Struktur der Chlorophyllträger sich unverändert erhalten lässt (Meyer fand hierzu in den meisten untersuchten Fällen die Ueberosmiumsäure geeignet, ich selbst dagegen hatte für die Algen die Pikrinsäure günstiger gefunden). Dagegen weicht seine Ansicht vom Bau des lebenden Chromatophors nicht unwesentlich von derjenigen ab, die ich selbst für die Chromatophoren der Algen ausgesprochen hatte; während ich selbst nämlich diesen letzteren Chromatophoren allgemein eine sehr fein-netzige Gerüst-Struktur mit grün gefärbten Fibrillen zusprach, lässt Meyer allgemein die Chlorophyllträger aus einer farblosen (oder doch fast farblosen) Grundsubstanz mit eingelagerten dunkelgrün gefärbten Körnchen bestehen.

Diese Auffassung Meyer's lässt sich mit anderen Worten auch dahin ausdrücken, dass in dem einzelnen lebenden Chlorophyllträger eine farblose, vakuolig-poröse Grundsubstanz vorhanden sei, deren Hohlräume von einer dunkelgrünen (homogenen oder im Inneren differenzirten) dichten Substanz ausgefüllt sind. Durch diese Ausdrucksweise tritt der wesentlichste Unterschied dieser Auffassung von Meyer gegenüber der meinigen noch deutlicher hervor, da, abgesehen von der verschiedenen Ansicht über die Vertheilung des grünen Farbstoffes, beide Auffassungen hauptsächlich dadurch auseinander gehen, dass Meyer im Inneren des Chromatophors kleine selbständig abgeschlossene Hohlräume annimmt, die mit dichter Substanz ausgefüllt sind, ich selbst dagegen das Vorhandensein eines netzfibrillären Gerüstwerkes mit vollständig freier Kommunikation sämtlicher Maschenräume behaupte.

Nun war freilich meine genannte Ansicht nur für die Chromatophoren der Algen ausgesprochen worden, während Meyer seine Untersuchungen ausschliesslich an angiospermen Phanerogamen aus-

geführt hat. Allein es hat wohl Keiner von uns Beiden bei der Abfassung seiner Abhandlung, noch einer unserer Leser beim Lesen derselben die Ansicht gehegt, dass in diesem wichtigen Punkte die Chlorophyllträger der beiderlei Pflanzenklassen so wesentlich von einander verschieden sein würden. Es frug sich also, in welcher Weise diese Differenz der Ansichten zu erklären sei. Und da zeigte mir denn bald ein Vergleich der Pflanzen, die Meyer speziell untersucht hatte, dass es sich hier wesentlich um eine differirende Deutung des gesehenen Bildes handele, dass die Beobachtungen selbst durchaus übereinstimmen.

In meiner Abhandlung über „die Chromatophoren der Algen“ hatte ich hervorgehoben, dass man zuweilen auch an lebenden Chromatophoren eine feine innere Struktur wahrnehmen könne. „So sah ich z. B. bei *Spirogyra majuscula* die lebenden Chromatophoren in ihrer ganzen Masse sehr deutlich derbpunktirt, in der Weise, dass zahlreiche dunklere Punkte die heller grüne Chromatophoren-Substanz durchsetzten.“ Dasselbe Bild beschrieb ich an anderer Stelle (p. 36. Anm. 2) mit den Worten: Diese lebenden Chromatophoren aber zeigen „in der (grün) gefärbten Körpermasse dunklere Punkte durch ein heller gefärbtes Netzwerk getrennt“. Diese Beschreibung entspricht nun durchaus den Abbildungen, die Meyer von lebenden Chlorophyllträgern angiospermer Phanerogamen giebt. Und in der That fand ich denn auch beim Vergleich lebender Chlorophyllträger aus den Knollen von *Phajus grandifolius* oder aus den Blättern von *Vallisneria spiralis*, *Asphodelus luteus* und *Tropaeolum majus*, die nach Meyer's Angabe (p. 26, 23 u. 42 [nur nennt Meyer hier *Tropaeolum minus*, nicht *Tr. majus*]) die Körnchenstruktur sehr deutlich zeigen sollen, den Bau der Chlorophyllträger genau in Uebereinstimmung mit jener Beschreibung der Chromatophoren von *Spirogyra*. Die dünnen Schnitte durch das Blattgewebe waren dabei direkt, ohne Zusatz eines Wassertropfens, untersucht und nur ganz unverletzte Zellen aus der Mitte des betreffenden Schnittes berücksichtigt worden, sodass eine Veränderung der ursprünglichen Struktur der Chlorophyllträger hier ebensowenig anzunehmen ist, wie bei den Zellen der erwähnten *Spirogyra*, die ja im Wasser des



Beobachtungstropfens in ihrem ursprünglichen Medium eingeschlossen waren.<sup>1)</sup>

Beim Vergleich einer Anzahl weiterer Pflanzen ergab sich ferner, dass die obige Beschreibung auch genau die Gestaltung der Chlorophyllträger in den Blättern von Aloe, Aspidistra und Dracaena wiedergibt, Pflanzen, die Frommann seiner Zeit untersucht und in seinen „Beobachtungen über Struktur und Bewegungserscheinungen des Protoplasma der Pflanzenzellen“ beschrieben hatte.<sup>2)</sup>

Dasselbe gilt ferner von den lebenden Chlorophyllträgern aus den Blättern von Mnium, die Strasburger's<sup>3)</sup> jüngsten Angaben über den feineren Bau der Chlorophyllträger zu Grunde gelegen haben. Und endlich finde ich, dass diese Beschreibung auch vortrefflich den Abbildungen entspricht, die Mikosch<sup>4)</sup> von den Chlo-

1) Dies übereinstimmende Resultat der Beobachtung an den wasserbewohnenden Spirogyren beweist wohl zur Genüge, dass auch in den untersuchten Schnitten chlorophyllhaltigen Gewebes phanerogamer Pflanzen die beobachteten Chlorophyllträger noch in vollständig intaktem Zustande vorlagen. Dagegen scheint mir allerdings ebenso wie Tschirch (Berichte d. deutsch. bot. Ges. I. p. 205) die Untersuchung von Schnitten, die in Wasser liegen, nur von ziemlich zweifelhaftem Werthe, ihre Ergebnisse ziemlich unsicher zu sein, da erfahrungsgemäss die Chromatophoren der Phanerogamen gegen die Einwirkung von Wasser, selbst gegen gelinden Druck ausserordentlich empfindlich sind, wenn auch noch nicht ganz so empfindlich, wie die Farbkörper phanerogamer Blüthen und Früchte (vgl. die Angaben von Schimper [Bot. Zeitung 1883. p. 128–129] und von Arthur Meyer [das Chlorophyllkorn p. 10]). „Vakuolenbildung bei der Einwirkung von Wasser oder anderer Flüssigkeiten, sogar solcher, welche sonst die Struktur des Plasma nur wenig verändern, ist“, wie Schimper (in Strasburger, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne p. 104) mit Recht sagt, „bei Chlorophyllgebilden und ihren Verwandten, namentlich den Stärkebildnern, sehr häufig.“

Dass jemals ein einzelnes Chromatophor, aus seiner Mutterzelle freigelegt, weiterwachsen oder auch nur weiterleben könnte (Reinke, Allgemeine Botanik p. 62; vgl. Schimper in Botanische Zeitung 1883. p. 112 Anm. 2), erscheint mir nach allen Ergebnissen meiner Beobachtungen im höchsten Grade unwahrscheinlich.

2) Allerdings habe ich aus diesen Gattungen nicht genau dieselben Spezies wie Frommann untersuchen können, doch zeigt die Uebereinstimmung der Beobachtungsergebnisse, dass dies hier von keinem wesentlichen Belang ist.

3) Strasburger, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne (Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 21) p. 4 u. 104.

4) Mikosch, Ueber Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Theilung (Oesterreich. botanische Zeitschrift 1877. Nr. 2).

rophyllträgern von *Hartwegia comosa* und zuletzt Schaarschmidt<sup>3)</sup> von den Chlorophyllträgern von *Hartwegia comosa*, *Böhmeria biloba* und *Vallisneria spiralis* gegeben haben.

Stimmen so die unmittelbaren Beobachtungsergebnisse aller genannten Beobachter vortrefflich überein, so gehen doch die Deutungen des gesehenen Bildes sehr weit auseinander. Der Botaniker ist seit längerer Zeit gewöhnt, alles, was im Inneren der Zelle, namentlich im Plasma sich findet, sofort für körnig zu erklären, wofür nur der erste Anblick eine derb- oder feinpunktirte Masse aufweist. So redet man noch immer allgemein von körnigem Protoplasma auch da, wo das derbpunktirte Aussehen des Protoplasmas von einer fein-fibrillären Netzstruktur desselben herrührt, isolirte Körnchen aber vollständig fehlen. So hat man bis in die letzte Zeit stets von feinkörniger Beschaffenheit des Zellkerns gesprochen, während die neueren Untersuchungen über den Zellkern doch nachweisen, dass demselben eine ganz andere feinere Struktur eigen ist. Dementsprechend haben denn auch die meisten Autoren bisher jenes Bild der derbpunktirten Chlorophyllträger dahin gedeutet, dass hier kleine Körnchen einer Grundmasse eingelagert seien, und nur über die Vertheilung der färbenden Substanz im Inneren des Chlorophyllträgers gehen die Ansichten auseinander. So finden Mikosch und Schaarschmidt sehr kleine Körnchen oder Tröpfchen in der grünen Grundmasse des Chlorophyllträgers vertheilt, so findet Strasburger kleine Mikrosomen dem grüngefärbten „Chromatoplasma“ eingebettet, so findet endlich A. Meyer seine dunkelgrün gefärbten Grana einer anscheinend farblosen Grundmasse eingelagert.

Demgegenüber haben Frommann und ich das beobachtete Bild ganz anders gedeutet. Unsere früheren Untersuchungen über die feinere Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne hatten uns gelehrt, dass bei diesen Bestandtheilen der Zelle eine netz-fibrilläre Struktur sehr mannigfaltiger Ausbildung vorhanden sei. Diese netz-fibrilläre Struktur zeigt vielfach unter schwächerer Vergrößerung ein deutlich feinkörniges oder feinpunktirtes Ansehen. Das veranlasste zu näherer Ueberlegung, in welcher Weise ein solches feiner oder derber

3) J. Schaarschmidt, A chlorophyll és a növényi sejtmag morfológia-jához, 1881.



punktirtes Ansehen eines Körpers zu Stande kommen könne. Diese Ueberlegung aber zeigte mir, dass für die mikroskopische Untersuchung ein ganz ähnliches Bild zu Stande kommen muss, wenn einer homogenen Grundmasse kleine kugelige Körnchen anderer Lichtbrechung in gleichmässig dichter und regelmässiger Anordnung eingelagert sind, und wenn ein regelmässiges, sehr engmaschiges Netz-Gerüstwerk feiner Fibrillen von einer Zwischenmasse anderer Lichtbrechung durchsetzt wird. Nach genauer vergleichender Prüfung des vorliegenden Falles der Chromatophoren bin ich dann zu der Auffassung gelangt, dass hier dem beobachteten Bilde die letzterwähnte Struktur zu Grunde liege und habe deshalb ebenso wie Frommann<sup>1)</sup> den Chromatophoren eine sehr fein-netzige Gerüststruktur zugesprochen.

Die Entscheidung, welche dieser beiden differirenden Auffassungen nun die richtige sei, ist durchaus nicht einfach. Die direkte Beobachtung der bisher untersuchten und beschriebenen lebenden Objekte dürfte zu einer solchen Entscheidung ganz ungeeignet sein. Es handelt sich hier um viel zu feine Struktur-Verhältnisse, als dass mit unseren jetzigen optischen Hilfsmitteln eine sichere Entscheidung zu erzielen wäre. Eine solche direkte Entscheidung am lebenden Objekte wird nur durch Auffinden eines sehr viel günstigeren Untersuchungsmateriales möglich werden können.

Dennoch glaubte ich, mich für die letzte der genannten Deutungsweisen entscheiden zu sollen, weil ich in einzelnen Fällen an gehärtetem Materiale die feinnetzige Gerüststruktur ganz deutlich zu erkennen vermochte. Ich erwähnte schon oben, dass nach A. Meyer die Ueberosmiumsäure zuweilen die Chromatophoren erhärtet, ohne die Grana irgendwie zu verändern. Dasselbe hatte ich bei den Algen für die Pikrinsäure beobachtet, die in mehreren untersuchten Fällen die Chromatophoren in solcher Weise erhärtete, dass an denselben eine Veränderung der Gestalt gegenüber der lebenden

1) Leider hat Frommann dieses Gerüste der Chlorophyllkörper in seinen Zeichnungen etwas zu schematisch dargestellt. Ich sehe z. B. bei *Aspidistra* und *Aloe* die Vertheilung der dunklen Punkte in den Chlorophyllträgern nicht selten genau so regelmässig wie in Frommann's Figuren 2 und 12; allein die feinen Fädchen, welche in den genannten Figuren diese Punkte verbinden, vermag ich trotz aller aufgewandten Mühe nicht zu unterscheiden.



Zelle in keiner Weise zu beobachten war. Ich glaubte deshalb den Pikrinsäure-Präparaten fast dasselbe Zutrauen schenken zu dürfen wie den lebenden Objekten. An solchen Pikrinsäure-Präparaten, die durch verschiedene Färbungen noch übersichtlicher und instruktiver gemacht worden waren als die hellgrün gefärbten Chromatophoren lebender Zellen, aber fand ich zuweilen eine feinnetzige Gerüststruktur so deutlich erkennbar, dass kein Zweifel an dem Vorhandensein derselben übrig blieb.

Es war dies dieselbe Struktur, die ich vielfach sonst in der Grundsubstanz der Zellkerne oder im Protoplasma selbst beobachtet hatte, und war für mich in der That diese Analogie des Protoplasmas von grösstem Gewichte. Im Protoplasmaleibe der Pflanzenzellen hatte ich vielfach eine feinfibrilläre Gerüststruktur direkt und deutlich beobachtet, in anderen Fällen war diese Struktur nur schwierig deutlich erkennbar, in anderen Fällen aber war nur eine derbere oder feinere Punktirung direkt wahrzunehmen; die zahlreichsten Uebergänge aber führten von der ersteren zu der letzteren Struktur hin und machten es fast unzweifelhaft, dass überall dieselbe Struktur, wenn auch in wechselnden Grössenverhältnissen, vorliege. Da fand ich nun in den Chromatophoren, die ja doch mit dem Protoplasma in so vielen Beziehungen eine ausserordentliche Analogie darboten, dieselbe derb- oder fein-punktirte Beschaffenheit wie in dem Protoplasma selbst. Was lag da näher, als der Versuch, diese derb- oder fein-punktirte Beschaffenheit auch hier auf dieselben Strukturverhältnisse wie im Protoplasma zurückzuführen? Und dementsprechend schrieb ich für die Chromatophoren der Algen (p. 32—33): „Es liegt nahe anzunehmen, dass diese Punktirung allgemein auf einer sehr feinen Netzstruktur mit zahlreichen, mehr oder minder engen Maschenräumen beruht, analog wie bei dem Protoplasma selbst, das zuweilen deutlich eine derartige Netzstruktur besitzt, vielfach jedoch nur eine Andeutung dieser Struktur in Form einer sehr feinen Punktirung wahrnehmen lässt.“

Diese meine Auffassung möchte ich jetzt ausdrücklich auch auf die Chlorophyllkörper der Archegoniaten und Phanerogamen ausdehnen und auch für diese hypothetisch eine feinfibrilläre Netzgerüststruktur annehmen. In dieser Weise möchte ich jetzt auch bei diesen Pflanzen die feinere oder derbere Punktirung, die man an

lebenden Chlorophyllträgern beobachtet, deuten. Doch vermag ich diese Auffassung auch heute nicht durch gewichtigere Momente zu stützen als früherhin. Hält man sich an die Thatsachen allein, so erweisen sich dem Beobachter die lebenden Chlorophyllträger mehr oder minder feinpunktirt. Dieses Bild kann aber herrühren ebenso von der Anwesenheit zahlreicher kleiner Körnchen oder Tröpfchen, welche die Hohlräume eines vakuolig-porösen Körpers ausfüllen, wie neuerdings Arthur Meyer annimmt und ebenso Mikosch und Schaarschmidt und (nach A. Meyer l. c. p. 23) früherhin bereits für einzelne Fälle Mohl und Böhm angenommen haben, als auch von einer feinnetzigen Gerüststruktur, wie Frommann und ich voraussetzen. Für die letztere Deutung spricht die Analogie des Protoplasmas und der Zellkerne, für die erstere Deutung fehlt bisher jegliche Analogie unter den Organen des lebenden Zellkörpers. —

Ist somit eine direkte Entscheidung der Frage, ob ein netzfibrilläres Gerüstwerk in den Chromatophoren vorliegt oder ob kleine dichte Körnchen oder Tröpfchen einer zusammenhängenden Grundmasse eingelagert sind, durch unmittelbare Beobachtung zur Zeit noch nicht möglich, so ist es noch weniger möglich, aus dem beobachteten Bilde der Chromatophoren direkt zu ersehen, in welcher Weise der grüne (resp. braune oder rothe) Farbstoff vertheilt ist. Sind in einer grüngefärbten Grundmasse kleine Körnchen oder Tröpfchen stärkerer Lichtbrechung vertheilt, so kommt bei den obwaltenden Dimensionen der fraglichen Körper im Mikroskop dasselbe Bild zu Stande, wie bei der Vertheilung grüngefärbter Körnchen oder Tröpfchen in einer schwächer lichtbrechenden, farblosen oder schwach gefärbten Grundmasse. Und ebenso muss das Bild, welches das einzelne Chromatophor der Beobachtung darbietet, stets dasselbe sein, mag eine grüngefärbte Zwischenmasse die Zwischenräume zwischen den farblosen Fibrillen eines Netzgerüsts durchsetzen, oder mag eine farblose Zwischenmasse die Zwischenräume eines gefärbten Netzgerüsts erfüllen, und mögen im letzteren Falle die Fibrillen in ihrer ganzen Masse grün gefärbt oder nur an ihrer Oberfläche von einer grünen Farbschicht überzogen sein. Mir selbst will es freilich scheinen, als ob die färbende Substanz die Gerüstfibrillen vollständig durchtränkt; allein mit Bestimmtheit zu behaupten oder durch die Thatsachen direkt zu be-

weisen, vermag ich diese Ansicht zur Zeit noch nicht. Ganz dasselbe aber gilt auch von der Ansicht Arthur Meyer's, dass der Farbstoff in den dichten eingelagerten Körnchen gebunden, die Grundmasse selbst farblos oder doch nur schwach gefärbt sei, und ebenso auch, wie schon oben bemerkt, von der Ansicht von Tschirch, der die einzelnen Gerüstfibrillen nur an ihrer Oberfläche von einer Farbschicht überzogen sein lässt. Durch direkte Beobachtung zu beweisen sind alle diese verschiedenen Auffassungen von der Vertheilung der färbenden Substanz im Inneren der Chromatophoren bisher noch nicht.

Bonn, im Anfang Dezember 1883.

### Erklärung der Abbildungen\*).

#### Tafel I.

Fig. 1. *Euglena acus* Ehb. (Jodwasser-Nigrosin-Präparat) Lang ausgestrecktes Individuum in Oberflächen-Ansicht; die stabförmigen Paramylonkörper, der Zellkern und die Hauptvakuole durchschimmernd. — Vergr. c 800.

Fig. 2. *E. acus*. (Jodw.-Präp.) Ein einzelnes dünnes Paramylonstäbchen in einen schmalen Spalt der Chlorophyllschicht eingeschaltet. — 800.

Fig. 3. *E. mutabilis*. (Jodwasser-Hämatoxylin-Präp.) Gerade ausgestrecktes Individuum in Oberflächen-Ansicht. An den röhrenförmig gebogenen Chlorophyllscheiben treten die Pyrenoide deutlich hervor; im farblosen Protoplasma zahlreiche kleine Paramylonkörner vertheilt. — 800.

Fig. 4–7. *Phacus pleuronectes* Nitzsch. (Jodwasser-Nigrosin-Präp.) Fig. 4 u. 7. Individuen in Oberflächen-Ansicht, von der Bauchfläche aus gesehen. Eine Anzahl der kleinen Chlorophyllscheibchen gekantet und dadurch weit dunkler als die übrigen; in der Mitte der Bauchseite der grössere Paramylonkörper in eine Lücke der Chlorophyllschicht eingefügt; in Fig. 4 auf der

\*) In den meisten der vorliegenden Abbildungen von Euglenen (Fig. 1–22) verbindet eine feine Linie die Insertionsstelle der Zilie mit einem kleinen Knötchen innerhalb der uhrglasförmig gebogenen Augenscheibe. Die Bedeutung dieser Linie soll demnächst bei anderer Gelegenheit eingehender erörtert werden.



Innenseite der Chlorophyllschicht ein kleinerer Paramylonring ausgebildet. — Fig. 5—6. Optische Durchschnitte durch die Mitte der grösseren Paramylonkörper, senkrecht zur Bauchfläche der Individuen. In Fig. 5 hat der Paramylonkörper bei seinem Dickenwachsthum die Chlorophyllschicht der Rückenseite noch nicht erreicht; in Fig. 6 hat derselbe diese Chlorophyllschicht durchbrochen und berührt die Zellhaut der Rückenseite. — 800.

Fig. 8. *Ph. triquetra* Duj. (Jodw.-Nigrosin-Präp.) Oberflächen-Ansicht der Bauchseite. Eine kreisrunde dünne Paramylonscheibe zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht eingeschaltet, darunter der Zellkern durchschimmernd. — 800.

Fig. 9. *E. oblonga* (Jodw.-Nigr.-Dammarlack-Präp.) Oberflächen-Ansicht. Von der tangential verlaufenden Chlorophyllschicht, die mehrere Pyrenoide enthält, entspringen zahlreiche bandförmige Fortsätze, welche radial zur Zellwand hin strahlen und dieser als schmale, schräg gerichtete Streifen sich anlehnen. Paramylonkörner in dem Dammarlack unsichtbar. — 800.

Fig. 10. *E. deses* Ehb. (Jodw.-Nigr. Präp.) Ausgerecktes Individuum in Oberflächen-Ansicht. Stabförmige Paramylonkörper, Zellkern und Hauptvakuole durchschimmernd; Pyrenoide der Chromatophoren sehr rudimentär. — 800.

Fig. 11. *E. geniculata* Duj. (Jodw.-Häm.-Damm.-Präp.) Ausgerecktes Individuum im optischen Längsschnitt. In dem Dammarlack sind die Paramylonkörner, welche die pyrenoidhaltigen Mittelstücke der sternförmigen Chromatophoren umschliessen, unsichtbar. In der Mitte des Zellkörpers der Zellkern, am Vorderende die Hauptvakuole und der Augenfleck. — 800.

Fig. 12. *E. viridis* Ehb. (Jodw.-Häm.-Präp.) Optischer Längsschnitt eines etwas gekrümmten Individuums. Das sternförmige Chromatophor zeigt deutlich das pyrenoidhaltige Mittelstück mit der Hüllschicht der hier noch sehr kleinen Paramylonkörner. Im hinteren Zellende der Zellkern, im vorderen die Hauptvakuole und der Augenfleck. — 800.

Fig. 13—15. *Ph. ovum* (Ehb.) Klebs. (Jodw.-Nigr.-Präp.) Fig. 13 u. 14. Oberflächen-Ansicht zweier Individuen, welche sehr deutlich die Paramylonringe erkennen lassen. — Fig. 15. Rand des optischen Längsschnittes von Fig. 14 mit dem Durchschnitt der Chlorophyllschicht und des eingeschalteten Paramylonringes. — 800.

Fig. 16—18. *Ph. teres*. (Jod.-Häm.-Präp.) Fig. 16. Oberflächen-Ansicht; mehrere Paramylonringe zwischen Zellhaut und Chlorophyllschicht eingeschaltet. — Fig. 17. Theil des optischen Längsschnittes von Fig. 16 mit der Hauptvakuole, dem Augenfleck und dem Durchschnitt eines Paramylonringes zwischen Chlorophyllschicht und Zellhaut. — Fig. 18. Ein kleiner Paramylonring einem einzelnen Chromatophor der Chlorophyllschicht angelagert. — 800.

Fig. 19. *E. pyrum* Ehb. (Jodw.-Nigr.-Präp.) Optischer Längsschnitt durch die Mediane der beiden scheibenförmigen Chromatophoren. Die pyrenoidhaltige verdickte Mitte dieser Chromatophoren auswärts von einer uhrglasförmig gebogenen Paramylonscheibe bedeckt; auf ihrer Innenseite mehrere kleinere Paramylonkörner. — 800.

Fig. 20—21. *E. granulata* Fig. 22. *E. obtusa*. (Jodw.-Häm.-Damm.-Präp.) Fig. 20 u. 22. Oberflächen-Ansicht ausgereckter Individuen. Zellkern, Hauptvakuole und Augenfleck durchschimmernd; die pyrenoidhaltigen Chromatophoren in der Zeichnung nur schematisch skizzirt, in ihrer speziellen Gestaltung nicht

genauer ausgeführt; die Paramylonkörper im Dammarlack unsichtbar. — Fig. 21. Einzelne Chromatophoren. *a* Ansicht eines einzelnen Chromatophors von der Fläche; das pyrenoidhaltige Chromatophor uhrglasförmig gebogen mit gelapptem Rande, dessen Lappen meist einwärts geschlagen sind. *b–e* optische Durchschnitte senkrecht zur Fläche mit den Durchschnitten der beiderseits beschalteten Pyrenoide; in *b* sind die Randlappen des Chromatophors über der einen dickeren Paramylonschale zusammengeschlagen bis zur Berührung; in *c* sind diese Randlappen seitwärts ausgestreckt, beide Paramylonschalen dünn; in *d* biegen sich beide Randlappen, in *e* nur einer derselben auswärts, während in *d* beide Paramylonschalen gleich dick, in *e* die äussere dicker ist; in *b* und *c* treffen die beiden Paramylonschalen mit ihren Rändern genau aufeinander, in *d* und *e* sind dieselben ein wenig gegen einander verschoben; in *e* besteht das Pyrenoid aus zwei gesonderten Hälften, die einander nicht ganz genau entsprechen; in *d* sind zwei derartige Hälften zur Bildung eines einzelnen Pyrenoids verschmolzen; in *c* und *b* sind die beiderseitig vorspringenden Pyrenoide vollkommen symmetrisch. — Fig. 20 u. 22 Vergr. c. 600; Fig. 21 Vergr. 800.

Fig. 23–24. *Gomphonema dichotomum* Ktz. (Lebende Zelle.) Fig. 23. Schalenansicht mit dem durchschimmernden Pyrenoid; Fig. 24. Gürtelbandansicht. — c. 550.

Fig. 25. *Anomoeneis sphaerophora* Pfitzer. (Pikrinsäure-Häm.-Präp.) Chromatophor eines Individuums, welches mit einer Längskante dem Substrat aufliegt. — 550.

Fig. 26–27. *Frustulia saxonica* Rabh. (Pikr.-Häm.-Präp.) Fig. 26. Schalenansicht; Fig. 27. Gürtelbandansicht eines kleineren Individuums, dessen Chromatophor dreispaltig ist. — 550.

Fig. 28. *Cymbella cymbiformis* Bréb. (Jodw.-Nigr.-Präp.) Schalenansicht.

Fig. 29–30. *Cymbella Ehrenbergii* Ktz. (Lebende Zellen.) Fig. 29. Gürtelbandansicht (von der stärker gewölbten Gürtelbandseite her gesehen); Fig. 30. Schalenansicht. — 550.

# **Die Form der Stigmata, vor, während und nach der Bestäubung bei verschiedenen Familien.**

Von

**C. Schwarz und K. Wehsarg.**

Mit Tafel II—V.

---

Unter Narbe (stigma) versteht man den Theil des Griffels, der bei dem Befruchtungsakte der Pflanzen die zur Befruchtung nöthigen Pollenkörner aufnimmt und festhält. Diesem Zweck entsprechend ist der zur Narbe bestimmte Theil des Griffels vielfach umgebildet. Er besteht entweder aus einer keulen- oder köpfchenförmigen Verdickung des oberen Griffelendes, oder der Griffel spaltet sich an seinem oberen Ende in zwei oder mehrere Lappen, oder der Griffel bildet an sich seiner Länge nach eine Rinne, oder, wie es z. B. bei Gramineen der Fall ist, er spaltet sich zur aspergilliformen Narbe u. a. m.

Diese derart umgebildeten Griffeltheile sind auf ihrer ganzen Oberfläche, oder, wie es am häufigsten der Fall ist, nur auf der Innenseite mit kürzeren oder längeren haarartigen Ausstülpungen der Epithelzellen, sog. Papillen, besetzt, die zumeist einen klebrigen Saft absondern und so das Festhalten des Pollen erleichtern. Sind keine Papillen an der Narbe vorhanden, so sondert das Narbenepithel den Klebsaft ab, oder wenn dies nicht, oder nur in geringem Maass der Fall ist, wird die Klebsubstanz von den Pollenkörnern selbst gebildet.

Eine derartige gegenseitige Anpassung von Pollen und Narbe zeigt sich fast bei allen Blüthen. Trägt die Narbe Papillen, so ist



das Pollenkorn, wenn die Narbe nicht durch Absonderung grosser Mengen von Klebsubstanz das Festhalten bewirkt, an seiner Oberfläche mit Zacken und Spitzen besetzt. Bei glatter Narbenoberfläche besitzt das Pollenkorn zum leichteren Anhaften Flächen an seiner Aussen-seite, es ist entweder tetraëdrisch oder weicht in sonstiger Weise von der gewöhnlichen Kugelform ab und sondert unter schon erwähnten Umständen sogar Klebsaft ab, z. B. bei *Echinops sphacerocephalus*.

Die Gestalt der Narbe hängt vielfach von der Art und Weise der Befruchtung der Pflanzen ab. Die sich selbst befruchtenden oder durch Insekten befruchtet werdenden Pflanzen zeigen eine allzu-grosse Mannigfaltigkeit, als dass sich hierbei eine gemeinsame Regel aufstellen liesse. Die anemophyten Pflanzen dagegen zeigen eine Uebereinstimmung darin, dass, wie Darwin sagt (Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung. S. 368): „das Stigma häufig bedeutend entwickelt und gefiedert ist“; so ist z. B. bei *Plantago* der ganze Griffel zur Narbe umgebildet und bei Gramineen findet sich die schon oben erwähnte gefiederte, sprengwedelförmige Narbe.

Nach diesen allgemeinen Erörterungen bleibt uns noch übrig, bevor wir zum speciellen Theil unserer Arbeit übergehen, die Kennzeichen anzuführen, nach welchen wir die Narbe als im Zustande „vor“, „während“ oder „nach der Bestäubung“ befindlich unterschieden haben.

Als Zustand der Narbe „vor der Bestäubung“ wurde im Allgemeinen der betrachtet, der ein Haften des Pollen an der Narbe als unmöglich erscheinen liess. Sichere Anzeichen hierfür gaben das Geschlossensein der Blüthen (doch dies nur bei solchen, bei denen die Antheren erst nach dem Oeffnen der betreffenden Blüthe zur Reife gelangen), oder das dichte Aneinanderliegen der Griffeläste, so dass die Conceptionsstellen nicht blossgelegt waren, ferner die geringe Entwicklung der Papillen, oder eine solche Stellung der Narbe, die den Zutritt des Pollens unmöglich macht. Erleichtert wurde die Constatirung des Narbenzustandes vor der Conception bei proterandrischen Blüthen. Es kann dann ein Zustand „vor der Conception“ so lange angenommen werden, als die Antheren noch Pollen führen, z. B. bei den meisten Compositen.

Der Zustand der Narbe „während der Bestäubung“ war dadurch charakterisirt, dass die Möglichkeit des Zutritts von Pollen auf

natürlichem Wege zur Narbe und der Anhaftung desselben an dieser Stelle vorhanden war. Mit Sicherheit konnte dies Stadium dann angenommen werden, wenn die Narbe der Pollenaufnahme ihre volle Fläche darbot, ferner wenn die Papillen völlig entwickelt waren und eventuell Klebstoff absonderten, oder auch, wenn sich wirklich Pollenkörner auf der Narbe vorfanden.

Das Eintreten des Zustandes der Narbe „nach der Bestäubung“ wurde angenommen, wenn die Pollenkörner auf der Narbe Pollenschläuche getrieben hatten, und wenn die Blüthe selbst Anzeichen des Verwelkens bot.

Indem wir jetzt zu der Beschreibung der Narbe der einzelnen Familien während der drei zu untersuchenden Stadien „vor, während und nach der Bestäubung“ übergehen, möge es uns gestattet sein, für die folgenden Untersuchungen jene einfach durch die Worte: „Vor“, „während“ und „nach“ zu unterscheiden.

---

## T h a l a m i f l o r a e.

### Ranunculaceen.

Im Allgemeinen hat die Narbe Köpfchenform, doch kommen bei der Verschiedenheit der hierhergehörenden Arten viele Ausnahmen vor. Die Köpfchennarbe bietet in den drei zu untersuchenden Stadien keine charakteristischen Unterschiede. Untersucht wurden von Ranunculaceen:

#### 1. *Nigella damascena* L.

Die Zahl der Griffel schwankt zwischen zwei und fünf. Die Blüthe ist (nach Sprengel) proterandrisch und zwar sechs Tage männlich, worauf das Pistill zur Reife kommt. Das Stigma ist ein doppelter Papillensaum, der sich an der Innenseite des Griffels, eine Rinne bildend, hinabzieht. Der Griffel ist spiralig um seine Axe gewunden, so dass der Papillensaum oft nach aussen hervortritt.

Vor: Die Griffel sind gestreckt, wenig spiralig gewunden und nahe aneinanderliegend. Die Papillen sind unentwickelt und treten aus der an dem Griffel vorhandenen Rinne nur schwach hervor.

Während: Die Griffel haben sich nach aussen und unten gebogen und sich meist noch mehr spiralig gedreht. Die Rinne an denselben hat sich verbreitert, und die jetzt zur vollen Entwicklung gelangten Papillen treten stärker hervor.

Nach: Die Griffel haben sich wieder gestreckt. Die Narbenverhältnisse sind im Uebrigen dieselben geblieben, mit Ausnahme, dass die Papillen jetzt im Verwelken begriffen sind.

Hierher: Taf. II. Fig. 1—3.

## 2. *Delphinium Ajacis* L.

Die Narbe besteht aus zwei, an einer Seite zusammengewachsenen Lappen, die auf ihrer Innenseite mit Papillen besetzt sind. Die Blüthe ist proterandrisch und der Fremdbestäubung angepasst.

Vor: Die Lappen sind zusammengeklappt, und so die Papillenfäche dem Pollenzutritt verdeckt.

Während: Die Lappen haben sich auseinander gebreitet, so dass die mit kleinen Papillen besetzte Innenfläche freisteht.

Nach: Die Narbenstellung ist dieselbe, nur dass die sehr zarten Papillen zusammenschrumpfen.

Hierher: Taf. II. Fig. 4—5.

## Caryophyllen.

Die Zahl der Griffel schwankt hierbei zwischen zwei und fünf. Die Narbe besteht aus Papillenreihen, die an der Innenseite der Griffel herunterlaufen.

1. *Dianthus chinensis* L. hat zwei bis drei Griffel. Die Blüthe ist ausgesprochen proterandrisch und besitzt ähnlich wie *Dianthus deltoides* (beschrieben von H. Müller „Befruchtung d. Blumen d. Insekten“ S. 185—186, und Lubbock „Blumen u. Insekten“ S. 79) ein rein männliches Stadium, dem nach dem Absterben der Antheren ein rein weibliches folgt. Die Narbe besteht aus einem doppelten Papillensaum auf der inneren Griffelseite.



Vor: Die Antheren sind schon zur Reife gelangt, während die eng aneinander liegenden Griffel noch in der ziemlich langen Blumenkronröhre stecken. Die Papillen selbst sind noch sehr klein.

Während: Die Antheren sind verwelkt. Die Griffel, welche aus der Blumenkronröhre hervorgetreten sind, haben sich nach Aussen umgebogen. Die nun sehr langen Papillen sind an ihrem Basalende kolbig verdickt.

Nach: Die Griffel sind noch mehr nach aussen gebogen und meist etwas spiralig gedreht. Die Papillen sind im Verwelken begriffen.

Hierher: Taf. II. Fig. 6—7.

2. *Lychnis dioica* L. hat fünf Griffel. Die Narbe besteht, wie bei *Dianthus chin.*, aus zwei am Griffel herablaufenden Papillenreihen, die sich oben und unten berühren.

Vor: Die aneinander liegenden Griffel sind grade gestreckt, an den Spitzen etwas aus einander gebogen und von der Kronröhre umschlossen. Die Papillen sind klein und halbkugelförmig.

Während: Die Griffel haben sich nach aussen umgebogen und bedeutend verlängert. Die Narbenfläche ist verbreitert und die Papillen sind um vieles grösser geworden.

Nach: Griffel und Papillen sind im Verwelken begriffen.

Hierher: Taf. II. Fig. 8—9.

3. *Dianthus Carthusianorum* L. besitzt constant zwei Griffel, deren Innenfläche mit Papillen besetzt ist. Die Bestäubungsverhältnisse sind dieselben wie bei *Dianthus chinensis*, nur geschieht das Auseinandergehen der Griffel während der Bestäubung in der Weise, dass die mittleren Theile sich von einander entfernen, während die Spitzen noch aneinander stossen.

Hierher: Taf. II. Fig. 10 u. 11.

4. *Lychnis coronaria* Lmk. Die Griffel, fünf an der Zahl, sind spiralig gewunden und mit Papillen an der Innenseite besetzt. Die Stellung der Griffeläste ist während der drei in Betracht zu ziehenden Stadien dieselbe. Der Pollen zeigt eine raue Oberfläche.

Vor: Die Papillen, welche kurz und halbkugelförmig sind, enthalten zahlreiche Körperchen von viereckig abgerundeter Gestalt. Jed zeigt keine Einwirkung auf dieselben.

**Während:** Die Papillen sind bedeutend verlängert und haben noch den körnigen Inhalt.

**Nach:** Die im Verwelken begriffenen Papillen sind schlaff und die Körnchen im Innern verschwinden.

Hierher: Taf. II. Fig. 12.

### Malvaceen.

Sie sind theils der Insektenbefruchtung, theils der Selbstbefruchtung angepasst. Die ersteren sind proterandrisch. Die Griffel, deren Zahl variirt, stecken in der von den Antheren gebildeten Röhre und treten mit zunehmender Reife aus derselben hervor. Die Narbe selbst besteht aus einer köpfchenförmigen Anhäufung von Papillen oder aus einem Papillensaum, der sich an dem Griffel herunterzieht.

#### 1. *Malva rotundifolia* L.

Die Form der Narbe ist die zuletzt angeführte, also ein am Griffel herablaufender Papillensaum mit haarförmigen spitzen Papillen.

**Vor:** Die noch in der Antherenröhre eingeschlossenen Griffel liegen dicht zusammen und ragen nur wenig aus derselben hervor. Die kleinen Papillen liegen dicht dem Griffel an und besitzen ähnlich wie bei *Lychnis coronaria* einen körnigen Inhalt, auf den Jod nicht einwirkt.

**Während:** Die Griffel sind aus der Antherenröhre hervorgetreten und haben sich wurmförmig gekrümmt, so dass sie die gleichzeitig reifen Antheren mehrfach berühren. Die Papillen, die jetzt grösser geworden sind, stehen von den Griffeln ab und bieten so den zackigen Pollenkörnern eine sichere Haftfläche.

**Nach:** Griffel und Narben sind im Absterben begriffen. Der körnige Inhalt der Papillen ist verschwunden.

Hierher: Taf. II. Fig. 13–14.

#### 2. *Anoda hastata* Cav.

Die Blüthe ist proterandrisch und zeigt ähnliche Verhältnisse wie *Malva sylvestris* (beschrieben von Müller „Befr. d. Bl. durch

Ins.“ S. 171). Die Narben bestehen hier in köpfchenförmigen Verdickungen der oberen Griffelenden, an ihrer Oberfläche sind sie mit senkrecht zur Basis gestellten, pallisadenförmigen Zellen besetzt und sondern zur Zeit der Reife Klebsubstanz ab.

Vor: Die Griffel sind nach unten gebogen und die noch unentwickelten Narben schliessen durch Nichtabsonderung von Klebsaft die Möglichkeit des Pollenanhaftens aus.

Während: Die Antheren haben meist ihren Pollen entleert. Die Griffel haben sich aufgerichtet und die Narben sondern reichlich Klebstoff ab.

Nach: Nach der Bestäubung hat die Absonderung von Klebsubstanz aufgehört, da die Narbe vertrocknet und abstirbt.

Hierher: Taf. III. Fig. 1—2.

### **Tiliaceen.**

Die Blüthe ist ausgesprochen proterandrisch (Hildebrand, Bot. Ztg. 1869, S. 479). Der Griffel ist an seinem oberen Ende in 4—5 Lappen getheilt, deren Innenflächen die Conceptionsstellen bilden.

*Tilia parvifolia* Ehrh.

Vor: Die Lappen der Narbe sind kurz und liegen eng aneinander.

Während: Die Narbe hat sich ausgebreitet. Die einzelnen Lappen sind gebuchtet und grösser.

Nach: Griffel und Narbe nehmen als Zeichen des Absterbens eine braune Färbung an.

Hierher: Taf. III. Fig. 3.

### **Geraniaceen.**

Der Griffel ist oben in fünf Aeste gespalten, die auf der Innenfläche mit Papillen besetzt sind.

*Geranium pratense* L.

Griffel und Narbe haben die schon erwähnte Form. Die Papillen sind zwei- oder mehrgliederig und tragen an ihrer Spitze ein haubenförmiges Gebilde. Die Blüthe ist proterandrisch.



**Vor:** Die noch kurzen gestreckten Narbenäste liegen eng aneinander. Die Papillen sind zweizellig.

**Während:** Die Griffeläste haben sich ausgebreitet und die vorher zweizelligen Papillen sind jetzt meist mehrzellig und grösser.

**Nach:** Die Griffelschenkel haben sich wieder etwas gestreckt und sind ebenso wie die Papillen im Absterben begriffen.

Hierher: Taf. III. Fig. 4—6.

## Calyciflorae.

### Papilionaceen.

Die Narbe besteht zumeist aus einer köpfchenförmigen Anhäufung von Papillen am oberen Griffelende, die von einem Kranz langer, starrer Fegehaare umgeben ist.

*Lupinus mutabilis* Sweet.

Die Form der Narbe ist die eben angeführte. Ihre Beschaffenheit während der drei zu untersuchenden Stadien zeigt nur geringe Unterschiede, die darin bestehen, dass die anfangs langen Fegehaare während der Bestäubung sich verkürzt haben und dadurch die Narbenfläche dem Pollen zugänglicher machen. Dieselben Verhältnisse wurden gefunden bei *Lupinus luteus* und *Cytisus Laburnum* L.

Hierher: Taf. III. Fig. 7—8.

### Onagraceen.

Durch Spaltung des oberen Griffeltheils entstehen vier Aeste, deren starke papillöse Innenflächen die Narben bilden.

*Oenothera amoena* L.

Die Narbenäste liegen dicht aneinander und lassen zwischen sich einen Hohlraum, in welchen die ungleich langen Papillen hineinragen.

**Während:** Die Narbenäste haben sich auseinander gebogen und die langen sehr saftreichen Papillen sondern Klebstoff ab.

**Nach:** Die Aeste sind noch mehr nach aussen gebogen und die Papillen verschrumpft.

*Epilobium angustifolium* L. und *Oenothera biennis* L. zeigen dieselben Unterschiede der drei in Rede stehenden Stadien, doch liegen bei letzterer die Narbenschkel „vor“ der Bestäubung enger aneinander, da sie von rundem Querschnitt und die Papillen sehr rudimentär sind.

Hierher: Taf. III, Fig. 9—11.

### **Umbelliferen.**

Die Narbe besteht aus einer rundlichen Verdickung des oberen Griffeltheils, die mit Papillen besetzt ist und in manchen Fällen oben eine schwache Vertiefung besitzt.

Ausser den durch das fortschreitende Wachsthum bedingten wurden keine wesentlichen Unterschiede der drei in Rede stehenden Stadien gefunden.

### **Dipsaceen.**

Die Blüthe ist der Fremdbestäubung angepasst durch Protandrie. Die Narbenform der hierher gehörenden Arten ist nicht constant. Es lassen sich hier zwei Formen unterscheiden, die der Gattungen *Dipsacus* und *Scabiosa*.

#### *Dipsacus laciniatus* L.

Der Griffel ist oben in zwei oft ungleiche Aeste gespalten, die von einem nach innen gerichteten Papillensaum umrandet sind und stets auseinander klaffen.

#### *Scabiosa stellata* L.

Die Narbe befindet sich am oberen Griffelende in Form einer trichterförmigen Vertiefung, die am Rande einen Ausschnitt trägt und mit Papillen besetzt ist.

Sowohl bei *Dipsacus* wie bei *Scabiosa* wurden keine besonderen Veränderungen vor, während und nach der Bestäubung gefunden.

### Compositen.

Die Narbenverhältnisse der hierher gehörigen Arten sind im Allgemeinen ziemlich gleiche. Der Griffel ist hier mehr oder weniger in zwei Aeste gespalten, die an ihrer Innenseite entweder ganz oder nur theilweise mit Papillen, die auch gänzlich fehlen können, besetzt sind. Eine Ausnahme hiervon bilden einige Arten, wie *Centaurea dealbata* u. a., bei denen die beiden Griffeläste in ihrer Mitte der Länge nach zusammengewachsen sind und zu beiden Seiten eine Rinne lassen. An ihrer Aussenseite tragen die Griffel meist Fegehaare, die sich durch Lage und Gestalt leicht von den Narbenpapillen unterscheiden lassen. Die Blüthen sind fast durchweg proterandrisch, Der Pollen wird durch die am Griffel vorhandenen Fegehaare aus der Antherenröhre herausgetrieben, ehe die Narbe der Pollenaufnahme ihre Fläche darbietet. Der Pollen ist zumeist stachelig.

Eine eingehende Beschreibung der Blüthenverhältnisse giebt F. Hildebrand in seiner Abhandlung: „Die Geschlechtsverhältnisse bei den Compositen.“ (Nova act. Leopold. XXXV. 1870.)

#### 1. *Eupatorium syriacum* Jacq.

Der Griffel ist hier bis zu dreiviertel seiner Länge in zwei Aeste gespalten, die an ihrem unteren Theil bis zu einem Drittel mit zwei randständigen Streifen kurzer Papillen und an ihrem übrigen Theil, innen wie aussen, mit Fegehaaren besetzt sind.

Vor: Der Griffel steckt in der Antherenröhre und seine beiden Aeste liegen dicht zusammen. Die beiden Streifen kleiner Papillen befinden sich noch vollständig auf der Innenseite der Griffeläste, so dass sie von der Seite fast nicht bemerkbar sind.

Während: Die beiden Narbenäste sind aus der Antherenröhre hervorgetreten und haben sich voneinander entfernt, und zwar so, dass ihre Spitzen noch einander genähert bleiben. Die randständigen Papillenstreifen haben sich nach aussen umgebogen und lassen jetzt zwischen sich eine breitere papillenfreie Fläche.

Nach: Die Narbe hat die frühere Stellung behalten und stirbt ab.

Hierher: Taf. 12—13.

#### 2. *Solidago canadensis* L.

Besitzt zwei Arten von Blüthen, zwittrige Innenblüthen und rein weibliche Randblüthen.



A. Randblüthe. Sie ist früher entwickelt als die Innenblüthe und hat einen Griffel ohne Fegeapparat. Die beiden Griffeläste laufen spitz zu und sind mit den Rand umwallenden Papillenstreifen besetzt, so dass an der Innenfläche ein papillenfreier Streifen bleibt.

Vor: Die beiden Griffeläste liegen dicht zusammen und sind von dem nach dem Centrum des Blütenkorbs gebogenen Blumenblatt verdeckt. Die Papillen sind klein und halbkugelig.

Während: Die Griffelschenkel sind von einander entfernt; die Papillen sind grösser und die Papillenleisten dadurch dicker geworden.

Nach: Die beiden Aeste haben sich noch mehr von einander entfernt. Die Narbe selbst stirbt ab und verdorrt.

B. Innenblüthe. Die Narbe ist hier ähnlich wie bei *Eupatorium* syr. Bis zur Hälfte sind die Griffeläste mit dicken randständigen Papillenwülsten besetzt, der obere spitz zulaufende Theil trägt auf der Innen- und Aussenseite lange Fegehaare.

Vor: Die beiden Aeste stehen nahe aneinander, die Fegehaare liegen dicht an ihrer Basalfläche an.

Während: Die Griffeläste sind nun ausgebreitet, die Papillenstreifen haben sich etwas verdickt und die Fegehaare sind aus der vorher mehr anliegenden Stellung in eine absteendere übergegangen, wie dies Hildebrand ähnlich bei *Silphium doronicifolium* beobachtete, S. 30.

Nach: Die Narbe verwelkt.

Hierher: Taf. III. Fig. 14—17.

### 3. *Silphium perfoliatum* L.

Die Innenblüthe ist rein männlich, da das in der Antherenröhre steckende griffelartige Organ kein Stigma besitzt und die Blüthe stets unfruchtbar bleibt (Sprengel, entd. Geheimn. d. Nat. S. 382 u. 383).

Die Randblüthe besitzt einen Griffel ohne Fegeapparat. Die beiden Aeste sind hier im Verhältniss zum Griffel sehr lang und an ihrer Innenseite, mit Ausnahme eines sehr kleinen Theils an der Spitze, mit Papillen besetzt.

Vor: Die Griffeläste liegen in der noch geschlossenen engen Blumenkronröhre dicht aneinander. Die Papillen sind klein.

Während: Die Kronröhre hat sich geöffnet und so die sich rasch nach aussen umbiegenden Griffelschenkel blossgelegt. Die Papillen sind merklich grösser geworden.

Nach: Die Narbe verwelkt und fällt mit der Blüthe ab.

Hierher: Taf. III. Fig. 18 und Taf. IV. Fig. 1.

#### 4. *Centaurea scabiosa* L.

Der Griffel ist bis zur Trennungsstelle seiner beiden Aeste etwas abgeplattet und trägt an der Basis der Schenkel einen Kranz länger Fegehaare. Die Aussenseite ist mit kürzeren, zur Zeit der Narbenreife noch vorhandenen Haaren besetzt, während die Innenfläche nur am oberen Theil Papillen trägt.

Vor: Die Griffeläste sind dicht aneinander gepresst und die Papillen spitz und klein.

Während: An ihrem oberen Theil, etwa bis zu einem Drittel ihrer Länge, d. h. so weit sie mit Papillen besetzt sind, klaffen die Aeste von einander. Die Papillen sind jetzt dick und halbkugelförmig geworden, was vielleicht mit ein Grund zur Trennung der Griffelschenkel sein mag.

Nach: Die Narbe, die vorher meist wie die Blüthe violett gefärbt war, bräunt sich und verdorrt.

Hierher: Taf. IV. Fig. 2—3.

#### 5. *Pyrethrum tenuifolium* Willd.

Die grossen weissen Randblüthen sind rein weiblich, die gelben Innenblüthen zwittrig.

A. Randblüthe. Der in zwei Aeste gespaltene Griffel ist oben grade abgestutzt und trägt an dieser Stelle die Rudimente des an der Innenblüthe stärker ausgebildeten Fegeapparats. Die Narbenschlenkel tragen an der Innenseite papillöse Flächen.

Vor: Die Griffeläste liegen, wie dies bei fast allen Compositen der Fall ist, dicht aneinander, so dass die papillösen Flächen völlig verdeckt sind. Die Papillen sind noch unentwickelt.

Während: Die beiden Aeste haben sich geöffnet und dadurch die Narbenfläche blossgelegt. Die Papillen sind jetzt dicker und halbkugelförmig.

Nach: Griffel und Narbe verschrumpfen.



B. Innenblüthe. Die äussere Gestalt des Griffels ist der des Griffels der Randblüthe ähnlich, doch ist hier ein vollkommener Fegeapparat vorhanden. Die Innenfläche der Griffeläste trägt hier zwei randständige Papillenstreifen, die „vor“ der Bestäubung durch das Aneinanderliegen der Aeste verdeckt sind. „Während“ der Bestäubung haben sich die letzteren nach aussen gebogen, und die Papillenstreifen, die breiter geworden sind, überwallen den Rand. „Nach“ der Bestäubung tritt, wie es fast durchweg der Fall ist, Verschrumpfen und Verwelken der Narbe ein.

Hierher: Taf. IV. Fig. 4—7.

Ganz analag wie die von *Pyrethrum tenuif.* verhalten sich die in ihrer Gestalt gleichen Narben von *Anthemis*, *Tanacetum* u. a. m.

#### 6. *Echinops sphärocephalus* L.

Die beiden Aeste, in die sich der Griffel theilt, sind etwas abgeplattet, so dass sie beinah lappenförmig erscheinen. Aussen sind sie mit kurzen Fegehaaren besetzt, die an der Trennungsstelle der beiden Aeste in einen Kranz längerer Fegehaare übergehen. Die Innenfläche der Schenkel ist vollständig glatt und papillenfrei (was auch Hildebrand angiebt: „Geschlechtsverh. d. Comp.“ S. 47), sie ist dennoch die Narbenfläche, da die klebrigen und würfelförmigen Pollenkörner leicht an ihr haften. Dass die letzteren klebrig sind, beweist die an ihnen mehrfach ausgetretene Klebsubstanz, sowie der Umstand, dass der Pollen in compacten, wurmförmigen Massen durch den Griffel aus der Antherenröhre hervorgetrieben wird.

Vor: Die beiden Aeste sind dicht aneinander gedrückt, auch noch eine Zeit lang, nachdem der Griffel bereits aus der Antherenröhre hervorgetreten ist.

Während: Die Griffeläste klaffen weit auseinander und die Fegehaare an der Aussenseite sind verschrumpft.

Nach: Die Aeste sind stark nach aussen und unten umgebogen und verdorrt.

Hierher: Taf. IV. Fig. 8—10.

#### 7. *Centaurea dealbata* Willd.

Der Griffel ist hier nicht wie bei den bisher beschriebenen Compositen an seinem oberen Theil in zwei Aeste gespalten, sondern



die Narbe läuft hier in Form einer Rinne zu beiden Seiten des Griffels bis zu einem, etwa im obersten Drittel des Griffels befindlichen, Kranz langer Fegehaare herab. Papillen sind nicht vorhanden, die Rinne ist von pallisadenartig senkrecht zur Basis gestellten Zellen ausgekleidet. Die Pollenkörner haben tetraëdrische Gestalt.

Vor: Die Rinne ist geschlossen und nur durch eine schwache Linie an der Aussenseite angedeutet. Die kurzen Fegehaare, mit denen der Griffel bis zu einem Drittel seiner Länge besetzt ist, sind stark entwickelt.

Während: Die Fegehaare sind verschrumpft. Die Ränder der Rinne sind nach aussen umgebogen und so die mit pallisadenförmigen Zellen besetzten Narbenflächen ausgebreitet.

Nach: Der ähnlich wie bei *Centaurea scabiosa* vorher violett gefärbte Griffel mit der Narbe entfärbt sich und vertrocknet.

Hierher: Taf. IV. Fig. 11—12.

### Campanulaceen.

Der Griffel ist oben in drei Aeste gespalten, deren papillöse Innenfläche die Narbe bildet. Die Aussenseite ist mit spitzen Fegehaaren besetzt, die sich zur Zeit der Narbenreife in sich selbst zurückziehen, wie schon T. Hartig fand. Die Pollenkörner sind kugelig und glatt an ihrer Oberfläche. Die Narbenform ist für alle hierher gehörenden Arten ziemlich constant.

#### Campanula Rapunculus L.

Vor: Die Griffelschenkel liegen dicht aneinander. Die Fegehaare sind vollständig ausgewachsen und mit Pollen beladen. Die Papillen sind klein und spitz.

Während: Die Griffeläste haben sich nach aussen gebogen und die jetzt grossen, an der Basis keulenförmig verdickten Papillen sondern Klebsubstanz ab.

Nach: Die Narbenäste sind spiralig nach aussen gewunden und die Papillen vertrocknet.

Hierher: Taf. IV. Fig. 13—15.

**Corolliflorae.****Convolvulaceen.**

Die Narbe besteht im Allgemeinen aus einer papillösen Fläche, die sich an dem, an seiner Oberfläche verschieden gestalteten Griffel befindet.

**1. Convolvulus sepium L.**

Die Narbe besteht hier aus zwei Lappen, die stark mit Buchten und Rinnen auf der Aussenseite versehen sind und an ihrer ganzen Oberfläche Papillen tragen.

Vor: Die beiden Lappen sind zusammengeklappt und die Papillen klein und halbkugelig.

Während: Die Lappen haben sich ausgebreitet und bieten so dem Pollen ihre volle Fläche dar. Die Papillen sind vollständig entwickelt und bedeutend länger.

Nach: Narbe und Papillen bräunen sich und verwelken.

Hierher: Taf. IV, Fig. 16 und Taf. V, Fig. 1.

**2. Convolvulus purpureus L.**

Die Narbe besteht aus drei mit Furchen und Ausbuchtungen versehenen, am Ende des Griffels befindlichen Köpfchen, die durchweg mit Papillen besetzt sind.

Vor: Die drei Narbenköpfchen sind etwas nach der Seite geneigt und die Staubgefäße kürzer als der Griffel. Die Furchen an den Narbenköpfchen sind noch schmal, die Papillen dagegen von derselben Gestalt wie später und dicht mit Tröpfchen (Oeltröpfchen?) gefüllt.

Während: Die Narbe ist breiter geworden, indem die Furchen sich verbreitert haben. Die Papillen haben ihre frühere Gestalt behalten und sich nur etwas vergrößert, der Inhalt an Tröpfchen ist jetzt von der Papillenspitze etwas nach innen zurückgetreten, und an letzterer zeigt sich, wie dies schon bei Geraniaceen beobachtet wurde, eine, wahrscheinlich cuticulare, Haubenbildung. Griffel und Staubgefäße sind von gleicher Länge und die Narbenköpfchen grade nach oben gerichtet.

Nach: Der Inhalt der Papillen ist jetzt verschwunden. Die Narbe färbt sich braun und verwelkt.

Hierher: Taf. IV, Fig. 17—19.



3. *Convolvulus tricolor* L.

Der Griffel ist hier in zwei Aeste gespalten, welche an einer Seite mit Papillen besetzt und um ihre Axe gedreht sind. Die Pollenkörner sind abgerundet tetraëdrisch und an ihrer Oberfläche glatt und klebrig.

Vor: Die Griffeläste sind vertikal gerichtet, liegen jedoch nicht aneinander an. Die rundlichen, am vorderen Ende verbreiterten Papillen besitzen einen feinkörnig dunkelgefärbten Zellinhalt.

Während: Die Aeste sind beinahe horizontal gerichtet und stärker gedreht. Die Papillen besitzen dieselbe Gestalt wie vorher, doch ist der ganze Zellinhalt, oder nur ein Theil desselben, aus ihnen verschwunden und es haften ihnen Tröpfchen von Klebsubstanz an.

Nach: Die Stellung der Narbe ist wie vorher. Die jetzt von körnigem Inhalt gänzlich freien Papillen sind von fast cylindrischer Gestalt und im Absterben begriffen.

Hierher: Taf. V. Fig. 2—5.

**Scrophulariaceen.**

Die Narbe besteht hier meist aus einem mit Papillen besetzten Köpfchen, oder wie bei *Digitalis* (*purpurea*) aus zwei auf der Innenseite papillösen Lappen. Die Köpfchennarbe zeigt keine wesentlichen Differenzen in den drei in Rede stehenden Stadien. Wir führen hier deshalb nur an:

*Digitalis purpurea* L.

Der Griffel ist oben in zwei ungleich lange Lappen getheilt, die innen die papillöse Narbenfläche tragen.

Vor: Die beiden Lappen liegen dicht zusammen. Die Papillen sind klein und halbkugelförmig.

Während: Die Lappen klaffen jetzt von einander. Die Papillen haben bedeutend an Grösse zugenommen.

Nach: Die Stellung und die Gestalt der Narbe ist dieselbe, doch nimmt sie am allgemeinen Verwelken der Blüthe theil.



### **Labiaten.**

Der Griffel theilt sich oben in zwei, meist ungleich lange Aeste mit Papillen auf der Innenseite. Diese Form der Narbe gilt für die ganze Familie, ebenso zeigten sich überall dieselben Unterschiede „vor“, „während“ und „nach“ der Bestäubung.

Wir erwähnen hier *Salvia pratensis*, zu der alle übrigen sich analog verhalten. „Vor“ der Bestäubung liegen die Griffeläste näher zusammen, „während“ der Bestäubung haben sie sich ausgebreitet und die vorher kleinen Papillen sind grösser geworden, „nach“ der Bestäubung sterben Papillen und Narbe ab.

### **Plantagineen.**

Bei dieser Familie ist der ganze Griffel zur Narbe umgewandelt, indem er entweder mit randständigen Papillensäumen versehen, oder an der ganzen Oberfläche mit Papillen besetzt ist.

#### *Plantago major* L.

Der Griffel ist hier bandförmig verbreitert und von Papillensäumen umrandet. Die Pollenkörner sind rund und glatt.

Vor: Der Griffel steckt ganz in der Blumenkrone und trägt noch schwach entwickelte Papillen.

Während: Der Griffel ist aus der Kronröhre hervorgetreten und die Papillen sind jetzt auffallend lang, so dass sie an manchen Stellen den ganzen Griffel bedecken.

Nach: Die Narbe hat die frühere Gestalt, doch sind die Papillen gänzlich verschrumpft.

Hierher? Taf. V. Fig. 6—8.

### **Monochlamydeae.**

#### **Polygoneen.**

Der Griffel ist in zwei oder drei Aeste gespalten, die an ihren Enden entweder, wie bei den durch Insekten befruchteten *Polygonum*-Arten, ein mit Papillen besetztes Köpfchen, oder, wie es bei den

windblüthigen Rumex-Arten vorkommt, ein sprengwedelförmiges Gebilde tragen.

Die Köpfchennarbe der Polygonum-Arten zeigt, wie alle Narben dieser Form, wenig Unterschiede „vor“, „während“ und „nach“ der Bestäubung; wir gehen deshalb nicht näher darauf ein.

Hierher: Taf. V. Fig. 9 u. 10.

#### *Rumex obtusifolius* L.

Der Griffel ist hier bis zur Basis in drei Aeste gespalten, die am oberen Ende zu einem Büschel vereinigt, papillöse Aeste tragen.

Vor: Die noch graden Narbenäste sind kurz und die an ihnen vorhandenen Papillenbildungen klein.

Während: Die Narben haben sich merklich vergrössert. Die Aeste haben sich verlängert, ausgebreitet und mehrfach gekrümmt, und die Papillen sind grösser geworden.

Nach: Die Papillen und damit die Narbenäste färben sich gelblich und verschrumpfen.

Hierher: Taf. V. Fig. 11—15.

#### Gramineen.

Diese ausgeprägt windblüthige Familie besitzt jene bekannte sprengwedelförmige Narbe. Die beiden vorhandenen Griffel sind vielfach verästelt und gefiedert, und die einzelnen Aeste bestehen aus Zellen mit papillenförmigen Gebilden.

Die Narbe selbst zeigt bei den verschiedenen Arten nur geringe Unterschiede. Die Veränderungen während der drei zu untersuchenden Stadien sind bei allen fast dieselben. Wir erwähnen hier beispielsweise:

#### *Dactylis glomerata* L.

Vor: Die beiden Griffel, sowie die an ihnen vorhandenen Verzweigungen sind mehr oder minder grade gestreckt und theilweise rudimentär entwickelt. Die Narben sind von den Spelzblättchen vollständig eingeschlossen.

Während: Die Narben sind aus ihrer vorherigen Hülle hervorgetreten und ausgebreitet. Die einzelnen Aeste haben sich verlängert, meist gebogen und manchmal ineinander verschlungen, so

dass sie zum Festhalten der durch den Wind herbeigetrieben, glatten, runden Pollenkörner sehr geeignet sind.

Nach: Die beiden Griffel haben sich wieder genähert, die Aeste sind durcheinander verschlungen und grösstentheils verschrumpft.

Hierher: Taf. V. Fig. 15—17.

## Figuren-Erklärung.

### Tafel II.

- Fig. 1. Narbe „vor“; 1a Querschnitt hiervon.  
 Fig. 2. Narbe „während“; 2a. Querschnitt; 2b. Längsschnitt.  
 Fig. 3. Narbe „nach“.  
 Fig. 4. Narbe „vor“; 4a. einer der beiden Lappen von der Innenseite.  
 Fig. 5. Narbe „während“; 5a. die Narbe vom Griffel getrennt und auseinander gebreitet.  
 Fig. 6. Narbe „vor“; 6a. Ein Griffelast vergrössert.  
 Fig. 7. Narbe „während“; 7a. Einzelne Papillen, vergrössert.  
 Fig. 8. Narbe „vor“. Einzelne Papillen vergrössert.  
 Fig. 9. Narbe „während“. Einige Papillen stark vergrössert.  
 Fig. 10. Narbe „vor“.  
 Fig. 11. Narbe „während“.  
 Fig. 12. Griffel und Narbe vergrössert; 12a. Die Papillen „vor“; 12b. dieselben „während“; 12c. dieselben „nach“.  
 Fig. 13. Narbe „vor“; 13a. Ein einzelner Griffelast vergrössert; 13b. Einzelne Papillen stark vergrössert.  
 Fig. 14. Narbe „während“; 14a. Ein vergrösserter Griffelast.

### Tafel III.

- Fig. 1 und 1a. Narbe „vor“.  
 Fig. 2. Narbe „während“; 2a. Längsschnitt durch ein Narbenköpfchen.  
 Fig. 3. Narbe „während“.  
 Fig. 4. Narbe „vor“; 4a. Die Innenfläche eines Griffelastes.  
 Fig. 5. Narbe „während“; 5a. Papillen.  
 Fig. 6. Narbe „nach“.  
 Fig. 7. Narbe „vor“.  
 Fig. 8. Narbe „während“.  
 Zu Oenoth. am.: Fig. 9—10.  
 Fig. 9. Narbe „vor“; 9a. Querschnitt.  
 Fig. 10. Narbe „während“.  
 Zu Oenoth. bienn: Fig. 9—11.  
 Fig. 9. Narbe „vor“.  
 Fig. 11. Narbe „vor“ (Querschnitt).  
 Fig. 12. Narbe „vor“; 12a. Ein Griffelast von der Innenseite.  
 Fig. 13. Narbe „während“.



- Fig. 14. Narbe „vor“ (Innenblüthe); 14a. Ein Ast von innen.  
 Fig. 15. Narbe „während“.  
 Fig. 16. Narbe „vor“ (Randblüthe).  
 Fig. 17. Narbe „während“.  
 Fig. 18. Narbe „vor“ (Randblüthe).

## Tafel IV.

- Fig. 1. Narbe „während“.  
 Fig. 2. Narbe „vor“; 2a. Ein Schenkel von innen.  
 Fig. 3. Narbe „während“; 3a. Die Innenseite eines Schenkels.  
 Fig. 4. Narbe „vor“ (Innenblüthe).  
 Fig. 5. Narbe „während“.  
 Fig. 6. Narbe „vor“ (Randblüthe).  
 Fig. 7. Narbe „während“.  
 Fig. 8. Narbe „vor“.  
 Fig. 9. Narbe „während“.  
 Fig. 10. Pollenkorn.  
 Fig. 11. Narbe „vor“; 11a. Querschnitt; 11b. Pollenkorn. (Gezeichnet  
 unter Berücksichtigung der Zeichnungen von Hildebrand Nova Acta. Leop. Bd. 35).  
 Fig. 12. Narbe „während“; 12a. Querschnitt.  
 Fig. 13. Narbe „vor“.  
 Fig. 14. Narbe „während“; 14a. und 14b. Papillen.  
 Fig. 15. Narbe „nach“.  
 Fig. 16. Narbe „vor“.  
 Fig. 17. Narbe „vor“; 17a. Einzelne Papillen.  
 Fig. 18. Narbe „während“; 18a. Papillen.  
 Fig. 19. Pollenkorn.

## Tafel V.

- Fig. 1. Narbe „während“.  
 Fig. 2. Narbe „vor“; 2a. Papillen.  
 Fig. 3. Narbe „während“; 3a. Papillen.  
 Fig. 4. Papillen „nach“.  
 Fig. 5. Pollenkorn.  
 Fig. 6. Narbe „vor“.  
 Fig. 7. Narbe „während“.  
 Fig. 8. Narbe „nach“.  
 Fig. 9 und 10. Narbe von Polyg. orientale.  
 Fig. 11. Das Ovarium mit den drei Narben.  
 Fig. 12. Eine der Narben „vor“.  
 Fig. 13. Narbe „während“.  
 Fig. 14. Narbe „nach“.  
 Fig. 12a., 13a., 14a. Einzelne Papillenäste.  
 Fig. 15. Narbe „vor“.  
 Fig. 16. Narbe „während“.  
 Fig. 17. Narbe „nach“.  
 Fig. 18. Ein Narbenschenkel „während“ der Bestäubung von Lolium perenne.  
 Fig. 19. Die Narbe von derselben Pflanze „nach“ der Bestäubung.

## **Cryptica, eine neue Tuberaceengattung.**

Von

**Dr. R. Hesse.**

Mit Tafel VI—VIII.

---

Die Uebergangsgruppe aus den typischen Tuberaceen zu der Gattung *Peziza* unter den Discomyceten bilden drei durch Tulasne unter die Tuberaceen gestellte, bisher nur in wenigen Species bekannt gewordene Gattungen: *Hydnotria*, *Hydnocystis* und *Genea*. Dieselben unterscheiden sich zwar durch mancherlei Eigenthümlichkeiten, insonderheit durch die Membranstructur ihrer Sporen von einander, indessen stimmen sie bezüglich des Baues ihrer Fruchtkörper insoweit überein, als das mit Paraphysen untermischte, die Sporenschläuche bildende Gewebe (Hymenium) immer nur von Peridialgewebe, d. h. solchen Zellenverbänden eingeschlossen erscheint, aus welchen die eigentliche Peridie besteht. Entweder bildet wie an den einkammerigen Fruchtkörpern von *Hydnocystis arenaria* Tul. und *Genea hispidula* Berk. die Peridie die alleinige Hülle des gesammten Hymeniums, oder es ist das letztere stellenweise von der eigentlichen Peridie, stellenweise von verzweigten oder unverzweigten Gewebestreifen (Leisten, Platten) umgeben, die von der Peridie entspringen, dieselbe gleichsam in das Innere des Fruchtkörpers fortsetzen und aus denselben Elementen wie die Peridie construiert sind. So bei *Hydnocystis gyrosa*, den meisten *Genea*- und sämmtlichen *Hydnotriaspecies*. Ausser diesen Structureigenthümlichkeiten zeigen die in Rede stehenden Pilze innerhalb einer meist fleischigen Grund-

substanz luftführende Gänge, die in Krümmungen und Windungen die Fruchtkörper durchsetzen, niemals aber bis an das von den *venis lymphaticis* getragene Hymenium sich erstrecken, sondern ihre Umgrenzungen durch Peridialgewebe in dem oben definirten Sinne finden. Luftführende Adern (*venae externae*) fehlen den Fruchtkörpern dieser drei hypogäisch lebenden Gattungen durchaus und hierdurch entfernen sie sich von den typischen Tuberaceen.

Dasselbe allgemeine Verhalten hinsichtlich der Fruchtkörperstructur zeigt nun eine unter der Laubdecke der Buchenwäldungen sowohl in der Umgebung von Eisenach im September vorigen Jahres als auch in der Umgebung von Marburg vor wenigen Wochen in ziemlich zahlreichen Exemplaren angetroffene Pilzform, die aber später anzugebende Besonderheiten aufweist, welche sie zum Repräsentanten einer neuen Gattung machen. Ich will diese Form „*Cryptica lutea*“ nennen, und ihrer jetzt folgenden Beschreibung die Notiz vorausschicken, dass sie in ihrem ganzen Bau, besonders aber in der Gestalt ihrer Sporenschläuche, die Mitte hält zwischen *Hydnocystis* und *Genea*.

Der fleischige Fruchtkörper dieser unmittelbar unter dem Backwerke der Laubdecke auf organischen Resten zwischen Porphyrschutt oder Buntsandsteinstückchen vegetirenden Hypogäe hat im reifen Zustande etwa die Grösse einer Saubohne und fällt durch die dottergelbe Farbe seiner dem Substrat abgekehrten, oberen Hälfte dem Suchenden leicht in die Augen. Entfernt man ihn von seiner Unterlage und betrachtet seine Unterseite, so zeigt dieselbe eine sehr deutlich entwickelte, rothbraun gefärbte Basalportion, die an der tiefsten Stelle einen Haarschopf, einen Myceliumbüschel ähnlich dem von *Genea sphaerica* Tul. und Verwandten erkennen lässt (Fig. 1.) Die Form des vollständig geruchlosen Fruchtkörpers ist selten kugelig oder oval, meist vielmehr etwas platt gedrückt und unregelmässig. Während die in den braungefärbten Myceliumbüschel auslaufende Basalportion ziemlich glatt und eben erscheint, ist die obere, grössere Hälfte des Fruchtkörpers flockig und mit kleinen Höckern sowie Falten (Einsprünge) und Gruben versehen; kleine, lochartige Vertiefungen werden hier und da gleichfalls beobachtet. Der Quer- oder Längsschnitt durch die Scheitelpartie eines frisch gesammelten, reifen Fruchtkörpers erscheint durch die Einsprünge der Peridie etwas



durchgraben (Fig. 5, a) und durch die von der Peridie nach dem Innern verlaufenden, hier und da miteinander anastomosirenden, gelben Gewebeplatten geadert (Fig. 2). Der Querschnitt eines getrockneten und zusammengeschnurrten Fruchtkörpers zeigt dem blossen Auge eine scheinbar homogene Masse von dunkelbläulicher Färbung, aber schon mit schwacher Loupe sieht man deutlich die Aderung. In Spiritus conservirte Fruchtkörper verlieren die gelbe Farbe ihrer Scheitelpartie, dieselbe kehrt jedoch, wenn auch nicht sehr intensiv, zurück, sobald die Fruchtkörper eine Zeit lang ausserhalb der Conservierungsflüssigkeit verweilt haben. — Die flockige Beschaffenheit der oberen, gelbgefärbten Hälfte des höckerigen Fruchtkörpers und die rothbraun gefärbte Basalportion lassen diesen Pilz von allen verwandten Formen schon mit unbewaffnetem Auge leicht auseinanderhalten, seine mikroskopischen, aus dem feineren anatomischen Bau resultirenden Erkennungszeichen und Unterscheidungsmerkmale sind folgende.

Das innerhalb seines Substrates nur mässig verbreitete, am Fruchtkörper den ziemlich stark entwickelten Schopf bildende Mycelium besteht aus glänzenden, stets stumpf, mitunter keulenförmig endigenden, septirten und verzweigten, hier und da etwas geschwollenen, mit Quarzkörnchen und Humusresten innig verwachsenen, oft gewundenen Hyphen, die einzeln und im lockeren Geflecht betrachtet fast farblos, im dichten Gewirr dagegen bräunlich gefärbt erscheinen. Sie führen Protoplasma und fettes Oel, und die wenig verdickte, mitunter mit Kalkoxalat bedeckte Zellwand hebt sich scharf von dem Inhalte ab (Fig. 6). Dieselben gehen schliesslich in die Peridie der Basalportion des Fruchtkörpers über, nachdem sie sich zunächst zu einem lockeren, aus glänzenden, septirten, vielfach verzweigten und gewundenen Fäden bestehenden Geflecht gruppirt hatten, welches sich allmählich zu einem dichteren, aus hellgelb gefärbten Fäden construirten Gewirr gestaltet, das mit der eigentlichen, rothbraunen, aus geräumigen Gewebszellen formirten Hülle der Basalportion zusammenhängt. Das Aeussere des Myceliumschopfes besteht demnach aus spärlich verflochtenen Hyphen, die sich allmählich, und zwar um so dichter gruppieren, je mehr dieselben sich der Basalportion des Fruchtkörpers nähern (Fig. 7). Daher rührt es, dass der Myceliumschopf ziemlich resistent ist und nicht

schwächeren meist nicht; ein sehr feinkörniges Protoplasma bildet den Inhalt der die Haare zusammensetzenden Gliederzellen.

Die Basalportion (Fig. 1, a und 4, b) grenzt sich nach aussen, soweit ihr nicht der Myceliumschopf anhaftet, durch die Peridie ab, welche den ganzen Fruchtkörper umgiebt. Dieser der Basalportion zugehörige Peridientheil ist nicht dicker als das die obere, grössere Hälfte des Fruchtkörpers umkleidende Wandstück und unterscheidet sich von demselben nur durch die bereits erwähnte rothbraune Farbe und durch die Glätte, welche beide durch das fast gänzliche Fehlen der Haare bedingt sind. Nach Innen geht die Peridie der Basalportion allmählich in ein anfänglich steriles, aus zartwandigen Zellen bestehendes, etwas flockiges, fast farbloses Gewebe über, in welches später Gewebestreifen der Peridie einfallen, die mittlerweile durch Differenzirung entstandenes, fruchttragendes Gewebe umgrenzen, so dass von diesem Zeitpunkte an die Basalportion aufhört, steril zu sein.

Die Gleba (das schlauchführende Gewebe) des frisch gesammelten Fruchtkörpers ist fleischig und wird von zahlreichen, der Innenfläche der Peridie entspringenden, mitunter verzweigten Gewebestreifen (Adern) durchzogen, welche wie die inneren Zellenlagen der Peridie bräunlich-gelb gefärbt und im Wesentlichen denselben gleich sind. Die Gleba setzt sich zusammen aus den der Trama der typischen Lycoperdaceen und Hymenogastreen entsprechenden venis lymphaticis und den von diesen ihren Ursprung nehmenden Sporenschläuchen und Paraphysen (Fig. 10). Erstere, die *venae lymphaticae*, sind ziemlich breite Gewebestreifen, die aus schmalen, farblosen Hyphen bestehen, welche dicht und parallel nebeneinander herlaufen und sich durch Querwände in zahlreiche, kurze, durch reichlichen Oelgehalt ausgezeichnete Zellen getheilt haben (Fig. 10, v). Ihr Verlauf folgt im Allgemeinen dem der gelben Peridialstreifen. Die Kopfsenden der zahlreich vorhandenen asci, beziehungsweise die Endigungen der die asci umschliessenden Paraphysen treten bis an Peridialgewebe heran. Zwischen je zwei gelben Adern befindet sich eine farblose *vena lymphatica*, welche nach rechts und links Sporenschläuche und Paraphysen entsendet, die die gelben Adern oder stellenweise auch die Peridie erreichen (Fig. 11). Die Bildung der Asci und Paraphysen



beginnt in der Scheitelpartie des Fruchtkörpers und schreitet nach der Basis allmählich fort. Zuerst entstehen die Paraphysen, und zwischen dieselben schieben sich zahlreiche asci ein. — Zwischen den schmalen, farblosen Hyphen, welche die *venae lymphaticae* bilden, verlaufen hier und da breitere, dunkelgelbgefärbte, wellig gebogene Fasern (Fig. 10, r), die an die breiten Röhren des aus zweierlei Hyphenelementen zusammengesetzten *Capillitium*s der typischen *Lycoperdaceen* erinnern. Es ist das Vorkommen solcher breiten Fasern in den *venis lymphaticis* dieser *Tuberacee* keine auffallende Erscheinung, *Genea sphaerica* Tul. und *Hydnotria Tulasnei* Berk. zeigen sie auch, und selbst bei der Gattung *Gautieria* unter den *Hymenogastreen*, die sich bekanntlich durch das Fehlen des *Capillitium*s zur Fruchtkörperreife von den typischen *Lycoperdaceen* unterscheiden, kann man sie in den erhalten bleibenden Kammerwänden nachweisen.

Die Asci oder Sporenschläuche (Fig. 12 und 13) sind stättliche, höchst sonderbar gestaltete Zellen. Im Allgemeinen stellen sie 0,03 bis 0,05 mm breite Cylinder vor, die sich nach der Basis zu stielartig verschmälern und am Kopfe ausnahmslos sehr stumpf endigen; ihre Ansatzstelle ist schuhartig verbreitert. Da sie in der Länge, besonders in der Länge ihres basalen Theiles sehr variiren, so finden sich kurze, gedrungene neben sehr lang ausgezogenen und mittellangen Schläuchen vor. Dazu kommt, dass sie nicht selten an ihrem basalen Theile oder in der Mitte gekrümmt erscheinen, ein Umstand, der die Verschiedenartigkeit der Form sehr vermehrt und welchem es zuzuschreiben ist, dass ein durch die Gleba geführter Schnitt die asci meist nicht in der regelmässigen, parallelen Anordnung zeigt, welche man in den Hymenien der *Discomyceten* etc. zu beobachten gewohnt ist. Charakteristisch ist ferner die gallertige Verdickung besonders des basalen Theiles der Schlauchmembran (Fig. 13, g'), welche schon vor der Sporenbildung ihren Anfang nimmt. Während die Haut des jugendlichen ascus überall sehr zart und durchsichtig erscheint, ist sie später am basalen Theile gallertig weich, glänzend, und undurchsichtig. Das etwa das obere Drittel des ascus umgrenzende Membranstück bleibt dagegen in den meisten Fällen zart und lässt deutlich die im Schlauchende des ascus gebildeten Sporen erkennen. Seltener ist es der Fall, dass das



Schlauchende sich gallertig verdickt und dann das unmittelbar unter demselben befindliche Membranstück unverdickt bleibt. Wo solche Verdickung sich zeigt, liegen die Sporen ein Stück hinter dem Schlauchende (Fig. 13, x). Chemische Reagentien äussern auf die gallertige Membran keine auffallende Wirkung, Blaufärbung durch Jod tritt nicht ein. Was den protoplasmatischen Inhalt der asci, sowie die Art und Weise der Sporenbildung aus demselben und endlich die Ausbildung der asci selbst betrifft, so genügt es, auf die auf Taf. VIII in Fig. 13 (a—f) gegebenen Abbildungen und auf das für *Genea*- und *Hydnocystis*species bezüglich dieser Dinge Bekannte zu verweisen, nennenswerthe Differenzen habe ich nicht beobachtet. — Die Paraphysen (Fig. 4, h; 12 und 13 pr), welche in reichlicher Zahl die asci umschliessen, sind schmale, durch Querwände in kurze Zellen getheilte Hyphen. Die einzelnen Paraphysenzellen kommen in ihrer Form den die *venae lymphaticae* constituirenden Hyphenzellen nahe, nur sind sie etwas schmaler und führen neben Protoplasma weniger fettes Oel.

Die Sporen sind kugelig und werden in der sehr beständigen Zahl 8 innerhalb eines ascus gebildet. Jung sind sie farblos und mit glatter, zarter Membran versehen, später verdickt sich letztere und sondert sich in ein zartes Endo- und ein dickeres, dunkelbraun-gefärbtes und mit stumpfen Warzen besetztes Exospor (Fig. 14 und 13). Der Inhalt der Sporen ist ein feinkörniges, mit einem grösseren oder mehreren kleineren Oeltropfen durchsetztes Protoplasma. Die Sporen sind innerhalb des ascus in einer Reihe angeordnet oder in demselben unregelmässig vertheilt. Ihr Durchmesser beträgt circa 0,02 mm.

Sieht man von der Gestalt und der äusseren Beschaffenheit der im Vorstehenden beschriebenen Pilzform ab und vergleicht den inneren Bau derselben mit dem von *Genea sphaerica* Tul., so zeigt sich insoweit Uebereinstimmung, als bei beiden Formen Peridialstreifen, *venae lymphaticae* und zwischen diesen achtsporige asci mit Paraphysen vorhanden sind, und zwar in wesentlich gleicher Anordnung. Auch bezüglich der Sporenform und der Membranstructur der Sporen besteht so gut wie keine Differenz. Ein auffallender Unterschied zeigt sich aber in der Gestalt der asci. Die Sporenschläuche von *Genea sphaerica* Tul. und wol aller *Genea*-

species sind lineare-cylindrische, fast in ihrer ganzen Länge gleich breite und nur an ihrer Ansatzstelle etwas verschmälerte Zellen, die gallertig verdickten asci von *Cryptica lutea* dagegen sind in der Form ausserordentlich verschieden und sehr häufig nach der Basis hin in einen langen Stiel ausgezogen, ähnlich den entsprechenden Organen der *Hydnocystis*-arten, denen *Cryptica lutea* durch die Gleba-structur überhaupt nahe steht. Da aber die Sporen der *Hydnocystis*-species mit einem glatten Exospor versehen sind, so findet unter Berücksichtigung der genannten Verhältnisse *Cryptica lutea* unter den Tuberaceen die passendste Stellung zwischen *Hydnocystis* und *Genea*. Die im Eingange dieser Abhandlung erwähnte *Hydnotria*-gattung entfernt sich von ihr besonders durch die dicke, mit Höckern besetzte Membran ihrer Sporen.

In Gesellschaft der beschriebenen Tuberacee fanden sich unter der Laubdecke der um Eisenach und Marburg gelegenen Buchenwäldungen: *Hymenogaster populetorum* Tul., *Tuber puberulum* Berk. et Broome, *Genea sphaerica* Tul. und *Hydnobolites cerebriiformis* Tul. vor und zwar in sehr geringer Tiefe des Bodens. Ich möchte dieses besonders aus dem Grunde hervorheben, weil noch vielfach die irrige Meinung besteht, es bewohnten die Hypogaeen in der Regel nur tiefere Bodenschichten und ihnen wäre deshalb schwierig beizukommen. Einige grössere Speisetrüffeln und etliche *Elaphomyces* ausgenommen, welche allerdings gewöhnlich in einer Tiefe von 6—10 cm und darüber vorkommen, habe ich keine Hypogaeen angetroffen, die unter normalen Entwicklungsverhältnissen in solcher Bodentiefe vegetirte. Die überwiegend grössere Anzahl der Hypogaeen bewohnt die eigentliche Humusschicht des Waldbodens oder das unmittelbar über derselben befindliche, aus abgefallenen Blättern oder Nadeln gebildete, von losem Laube überdeckte Backwerk oder ist in sehr mässiger Tiefe des sterilen Sandes etc. verborgen. Dieses gilt beispielsweise für: *Octaviania asterosperma* Vitt., *Rhizopogon rubescens* und *provincialis* Tul., *Gautieria morchellaeformis* Vitt., die meisten *Hymenogaster*-species, *Leucogaster liosporus* Hesse, *Hysterangium clathroides* Vitt., die meisten vielleicht alle *Melanogaster*-arten, *Tuber puberulum* Berk. et Broome, *Tuber rapaeodorum* Tul., *Hydnobolites cerebriiformis* Tul., *Genea sphaerica* Tul., *Hydnocystis gyrosa*, *Hydnotria Tulasnei* Berk. et Broome, *Sphaero-*



soma fuscens Tul., *Cenococcum geophilum* Fr.<sup>1)</sup> Etliche Formen sind sogar vorhanden, die nicht gelegentlich, sondern ganz gewöhnlich mit der Scheitelpartie ihres Fruchtkörpers zu Tage treten. Ich erinnere nur an den in der Umgebung von Arendsee i/Altmark sehr gemein verbreiteten *Rhizopogon luteolus* Tul., ferner an *Hymenogaster Klotzschii* Tul. und *Octaviania carnea* Corda, welche auf Haideerde in den Blumentöpfen solcher Kalthäuser vorkommen, in denen es nicht Sitte ist, jedes Moos und Unkrautpflänzchen von der Blumenerde unbarmherzig zu entfernen, ferner an die häufig in Schlesien aber auch in Hessen vorkommende Tuberaceen: *Choeromyces meandriformis* Vitt. etc. Damit ist zugleich ausgesprochen, dass die erwähnten Formen unschwer zugänglich sind, dass man sie nicht mit Hülfe von Hunden, Schweinen oder Bären aufzusuchen nöthig hat, und dass die diesen Mittheilungen entgegenstehenden Angaben der alten und neueren Pilzliteratur den thatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechen. — Auf die noch fraglichen parasitischen Beziehungen der Tuberaceen zu den Eichen und Buchen sowie auf den für *Elaphomyces granulatus* Fr. durch Rees (Bot. Zeit. 1880, pag. 729—733) nachgewiesenen Parasitismus werde ich bei einer anderen Gelegenheit zu reden kommen.

### Erklärung der Figuren.

#### Tafel VI.

Fig. 1. Ein reifer Fruchtkörper von *Cryptica lutea*. Natürliche Grösse

a rothbraun gefärbte Basalportion,

b brauner Myceliumschopf.

Fig. 2. Querschnitt durch denselben Fruchtkörper, die Aderung zeigend. Nat. Grösse.

Fig. 3. Ein vom Scheitel nach der Basalportion durch einen jungen Fruchtkörper senkrecht geführter, axiler Schnitt. Nat. Grösse

a. a. a. Anfänge von drei gelben Peridialstreifen,

p. Peridie,

m. Mycelium.

1) Die namhaft gemachten Species finden sich mit Ausnahme der in Thüringen hier und da auftretenden *Hydnocystis gyrosa* und des in dem lockeren Sande der Altmark häufig vorkommenden *Rhizopogon provincialis* sämmtlich in Hessen. Ueberhaupt ist die Verbreitung der Hypogaeen in Deutschland eine viel ausgedehntere, als bisher angenommen wurde.



**Fig. 4.** Ein senkrechter Längsschnitt (nicht mehr axil) durch denselben Fruchtkörper. 80f. Vergr.

- b. Basalportion (mit Myceliumschopf),
- p. Peridientheil derselben,
- p'. Peridientheil der oberen, grösseren Hälfte des Fruchtkörpers, allenthalben mit Haaren bedeckt,
- a. asci, von Paraphysen (h) umschlossen.

**Fig. 5.** Ein reifer Fruchtkörper, in der Richtung vom Scheitel nach der Basalportion halbt. Nat. Grösse

- a. eine durch Einstülpung der Peridie entstandene, mit Haaren fast verstopfte Bucht,
- p. Peridie,
- m. Mycelium.

**Fig. 6.** Mycelium. 650f. Vergr.

**Fig. 7.** Stück des mit der Peridie (p) der Basalportion zusammenhängenden Myceliumschopfes. 600f. Vergr.

#### Tafel VII.

**Fig. 8.** Peridie des Fruchtkörpers, in der Richtung der Tangente durchschnitten. 300f. Vergr.

- p. Peridie, sich in einen Gewebestreifen fortsetzend,
- p'. innere Zellenlage der Peridie,
- h. Haare,
- a. asci, durchschnitten,
- pr. Paraphysen,
- s. Sporen.

**Fig. 9.** Eine Zusammenstellung von Haaren. 450f. Vergr.

- o.o Zellen der Oberfläche der Peridie,
- z. ein verzweigtes Haar.

**Fig. 10.** Schnitt der Gleba eines reifen Fruchtkörpers. 300f. Vergr.

- v. Vena lymphatica (der Länge nach durchschnitten),
- a. asci,
- pr. Paraphysen,
- sp. Sporen,
- r. breite, gelbgefärbte Faser.

#### Tafel VIII.

**Fig. 11.** Schnitt durch zwei Peridialstreifen und die zwischen denselben befindliche Gleba. 100f. Vergr.

- v. Vena lymphatica,
- p'p'. Peridialstreifen,
- p. Peridie,
- a. asci zwischen Paraphysen (pr).

**Fig. 12.** Ein Peridialstreifen, der Länge nach durchschnitten. 300f. Vergr.

p'. Peridialstreifen,

a. asci,

pr. Paraphysen.

**Fig. 13.** Einzelne asci und 2 Paraphysen. 300f. Vergr.

a—f. asci, Entwicklungsfolge nach den Buchstaben,

g'. gallertige Verdickung der Ascusmembran.

**Fig. 14.** 2 dickbewarzte Sporen. 750f. Vergr.

---

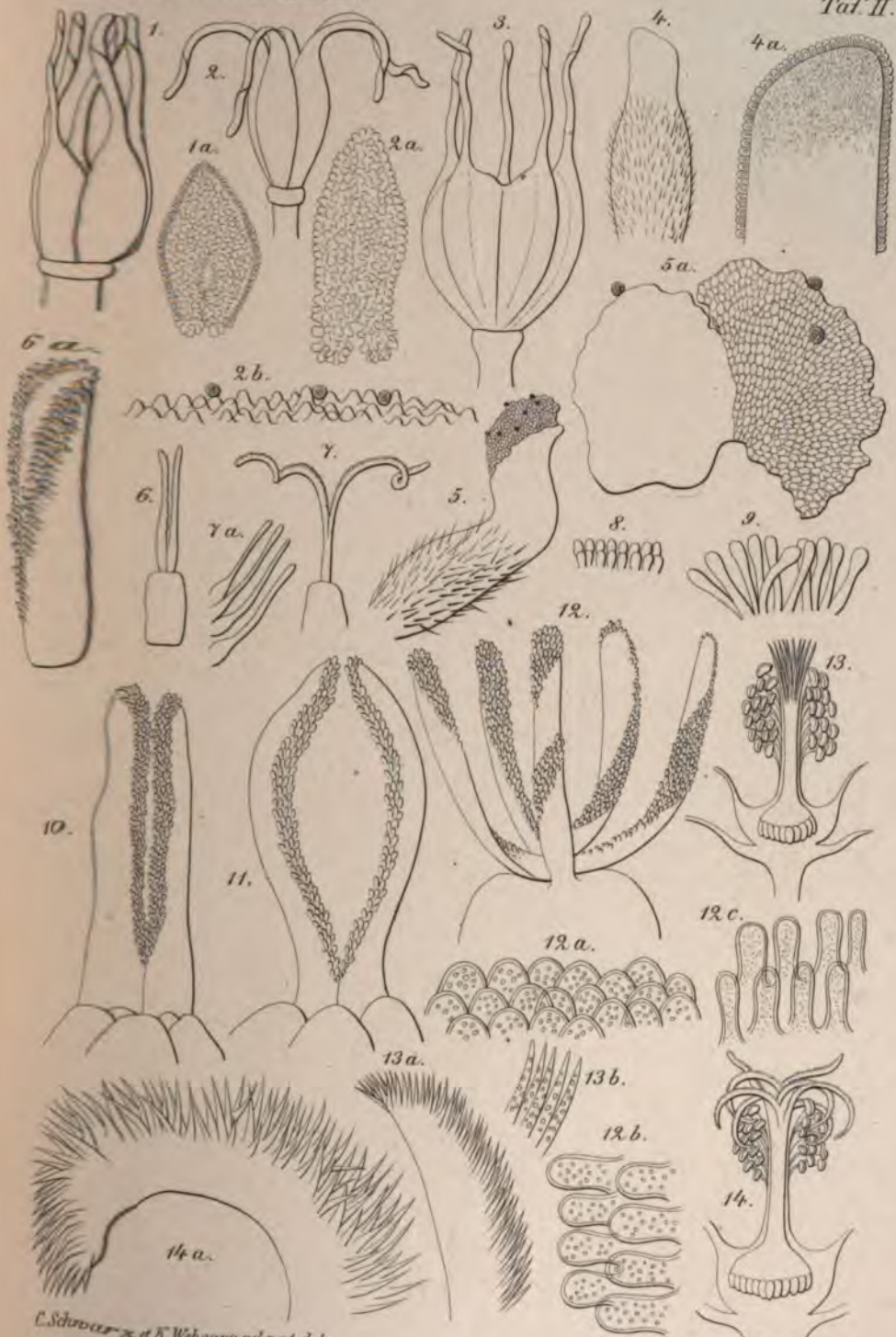


*H. Schmitz del.*

*C. Lane lith.*





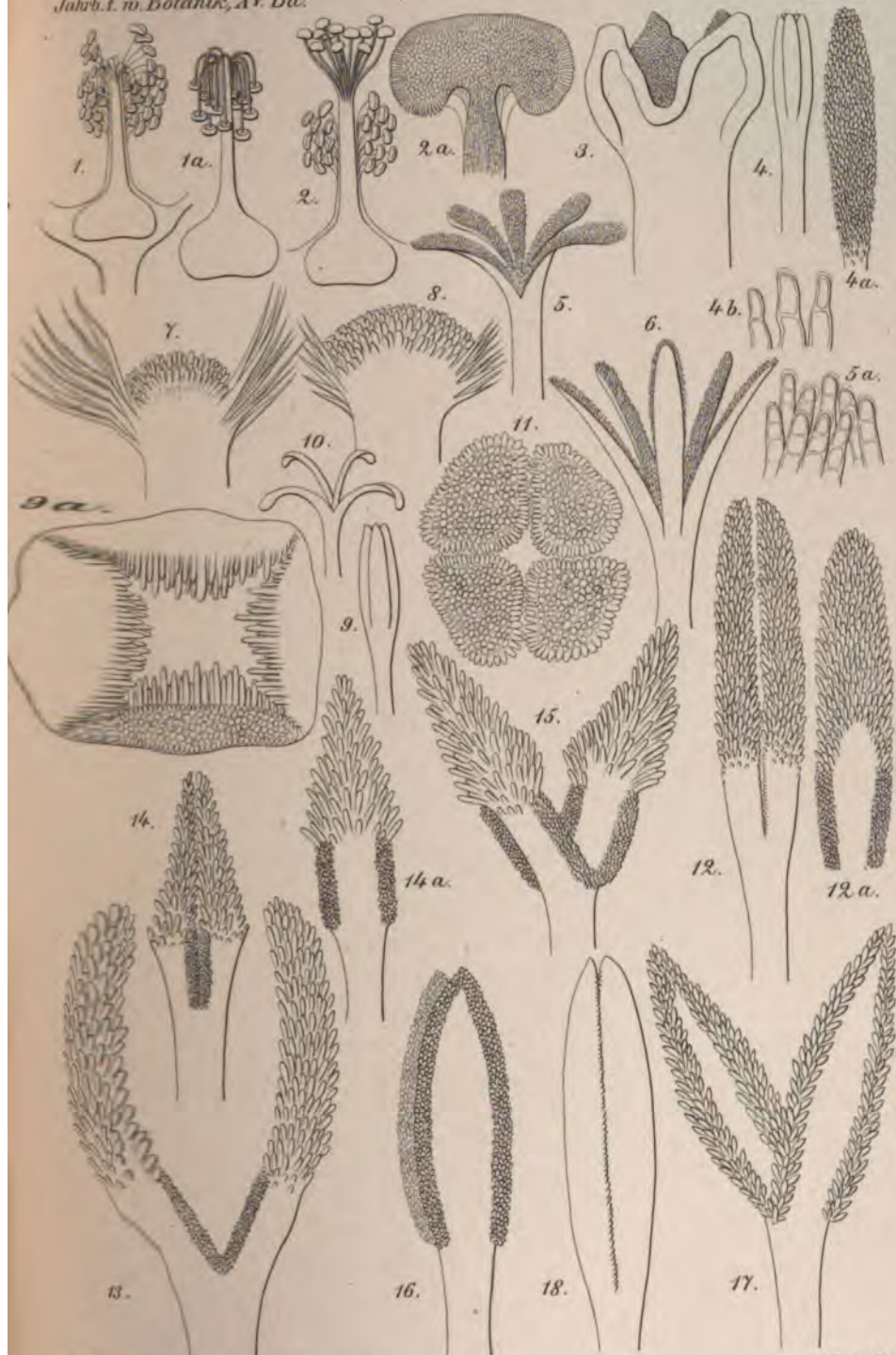


*C. Schwarz x et H. Wehsary ad nat. del.*

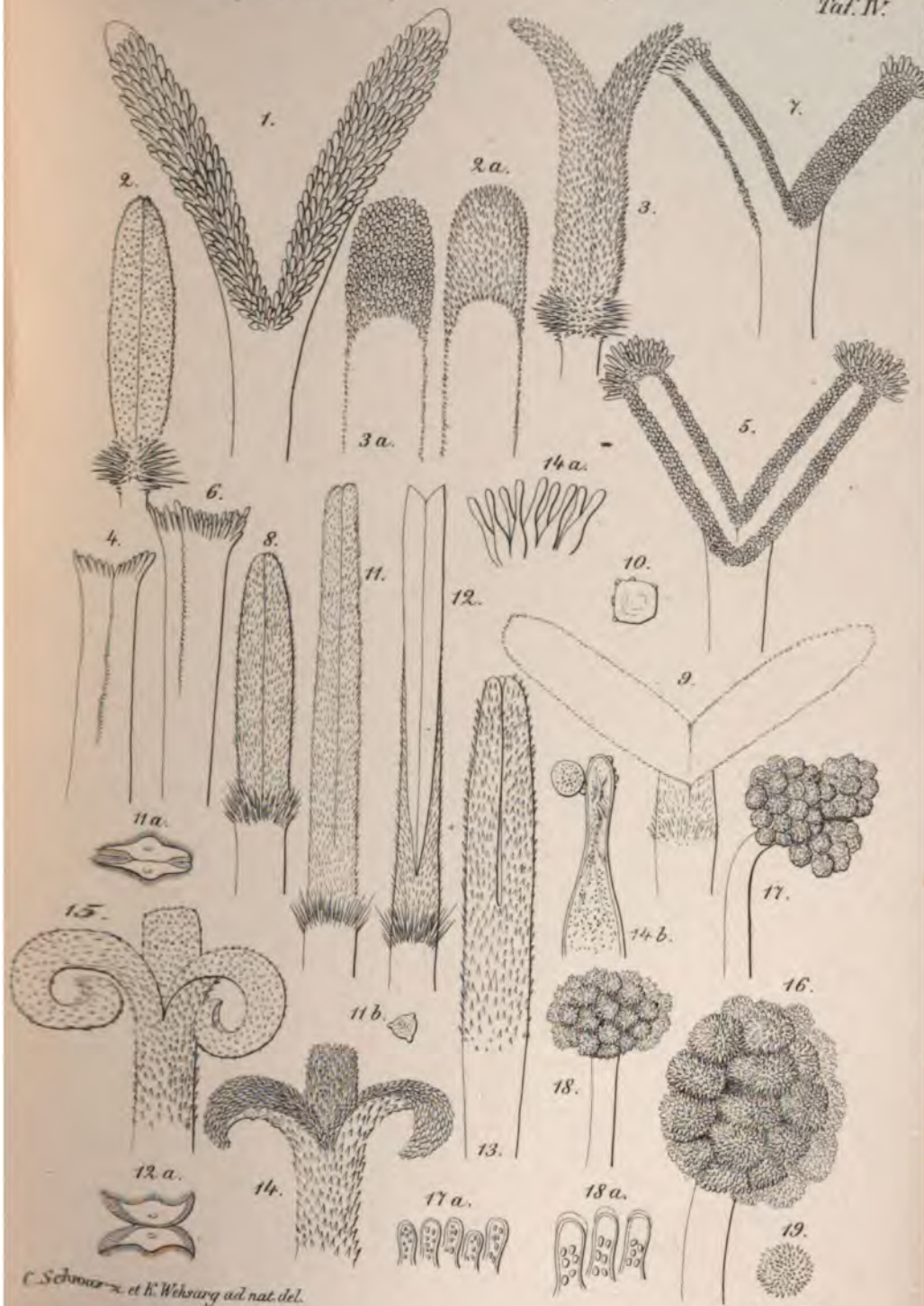
*C. Lave lith.*









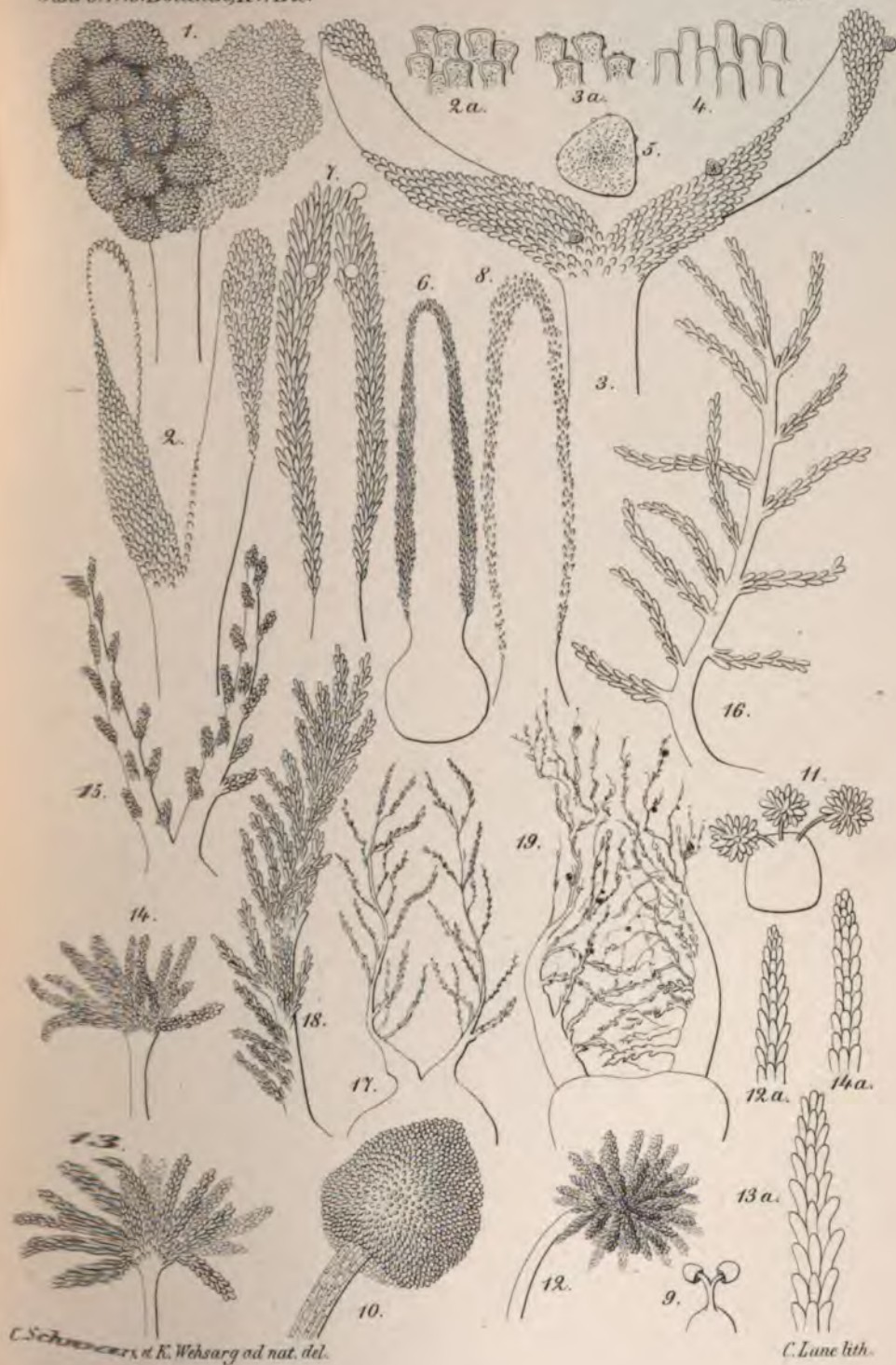


*C. Schoups et H. Wehsary ad nat. del.*

*C. Lause lith.*











*Fig. 1*



*Fig. 2.*



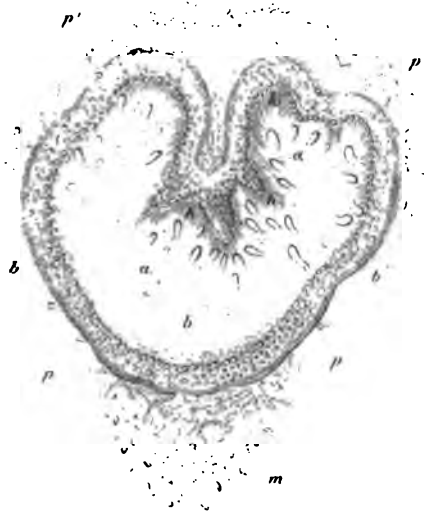
*Fig. 3.*



*Fig. 5*



*Fig. 4.*



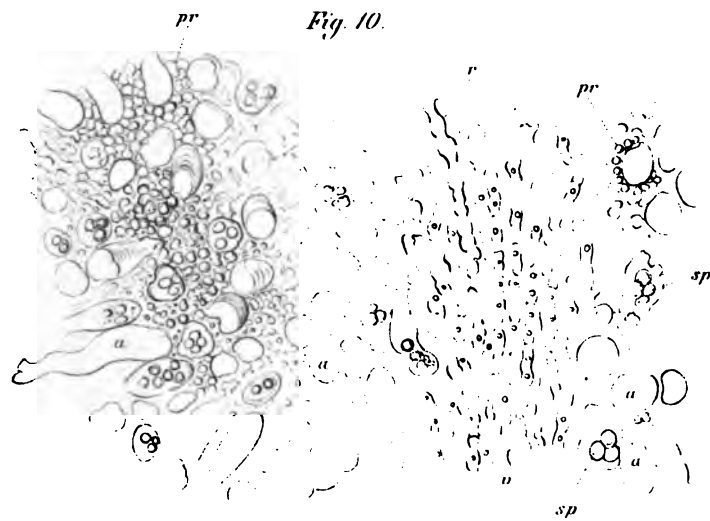
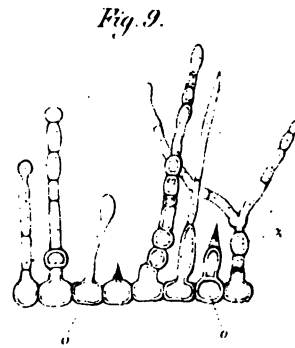
*Fig. 7*



*Fig. 6*



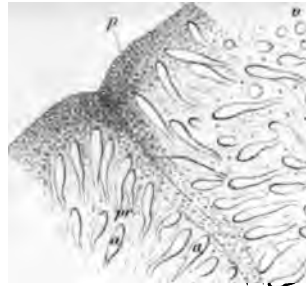




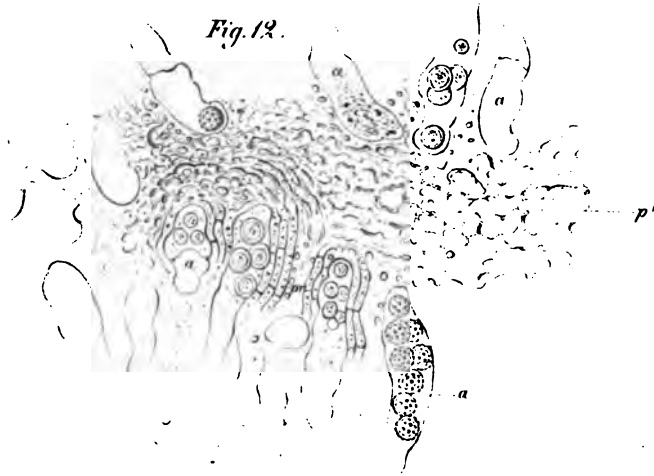




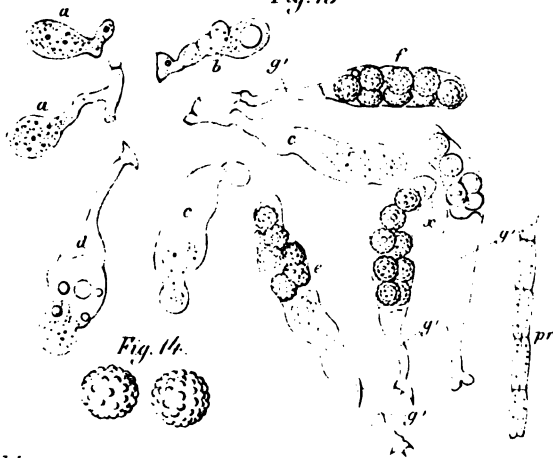
*Fig. 11.*



*Fig. 12.*



*Fig. 13.*



*Fig. 14.*



*H. Hesse ad nat. del.*

*C. Lauer lith.*





# Ueber die Anatomie des Eichenholzes.

Von

**J. Abromeit.**

Hierzu Tafel IX—XII.

---

## Einleitung.

Im Jahre 1880 erhielt Professor Caspary von Charles S. Sargent Arnold, Professor of Arboriculture in Harvard College, Brookline Mass., eine sehr reichhaltige Sammlung werthvoller nord-amerikanischer Holzarten, worunter sich auch Stammstücke von 23 Eichen befinden.

Auf Anrathen des Professor Caspary suchte ich den anatomischen Bau der letzteren zu erforschen, da zu erwarten stand, dass die in morphologischer Hinsicht so sehr von einander verschiedenen Arten auch im inneren Bau einige Unterschiede erkennen lassen werden. Um nun einen möglichst grossen Ueberblick zu gewinnen, war es zunächst erwünscht, das Holz recht vieler Eichenarten zu untersuchen. Auf gütige Verwendung des Professor Caspary wurde die Holzsammlung des königsberger botanischen Gartens durch Sendungen zahlreicher, höchst werthvoller und seltener Eichenarten aus den botanischen Gärten zu Berlin und St. Petersburg bereichert, so dass es mir nunmehr möglich war, den anatomischen Bau des Holzes von 55 Eichenarten zu erforschen. Gerade die Kenntniss der nord-amerikanischen Hölzer ist für die Bestimmung unserer Tertiärflora von grosser Wichtigkeit, da besonders durch die vegetabilischen Einschlüsse des Bernsteins eine starke Verwandtschaft der damaligen

Jahrb. f. wiss. Botanik. XV.

preussischen Flora mit der jetzigen nordamerikanischen bewiesen wird und es daher wahrscheinlich ist, dass unter den fossilen Laubhölzern, die sich jetzt bei uns finden und wohl vorzugsweise aus dem Tertiär stammen, auch Laubhölzer anzutreffen sind, auf die durch genaue Untersuchung der jetzt lebenden Eichenarten Licht in Betreff ihrer Verwandtschaft geworfen werden kann.

Ich habe in vorliegender Arbeit versucht, das Charakteristische im Bau des Eichenholzes festzustellen, woran hoffentlich auch fossile Stämme nach geeigneter Behandlung erkannt werden dürften. Sehr wesentlich erleichterten meine Untersuchungen zweckmässige Präparate, die von Moeller in Wedel in Holstein für den botanischen Garten zu Königsberg angefertigt wurden. Die Schnitte gewähren bei grosser Fläche eine gute Uebersicht über die Anordnung der verschiedenen Zellarten und Gefässe im Stamme, jedoch wurden diese über grössere Flächen Ueberblick gebende Schnitte meinerseits durch genauere anatomische Untersuchung ergänzt.

---

Der Stamm der Eichen war bereits beim Beginne der mikroskopischen Erforschung des inneren Baues der Pflanzen Gegenstand anatomischer Untersuchung. Die ältesten Anatomen Malpighi, Grew und Leeuwenhock widmeten dem festen und allgemein gebrauchten Eichenholz ihre Aufmerksamkeit und entdeckten seine wesentlichsten Bestandtheile: enge und weite Gefässe, Holzspitzzellen und Markstrahlen. Doch gelang es ihnen noch nicht, die parenchymatische Natur der Holzstumpfzellen den anderen Zellen gegenüber klar zu legen. Zwar bildet sie Malpighi<sup>1)</sup> vom Eichenholz auf dem radialen Schnitt ab, lässt sie jedoch auf der Abbildung des Querschnittes fort. N. Grew<sup>2)</sup> lässt die Stumpfzellen auf der Zeichnung eines Querschnitts von *Quercus*, Tab. III. Fig. 7, fort, deutet sie jedoch auf Tab. 33 Fig. 2 an und bezeichnet sie mit den Buchstaben SZT. In der Figurenerklärung bemerkt er hierzu: „Probably one sort of sap-vessels heretofore in the barque“. Nachdem

---

1) Malpighi: *Anatome plantarum*, Tom. II, p. 8, Fig. 21 zwischen DD der Tab. VI.

2) Nehemias Grew: *The anatomy of plants*, 1682.

Leeuwenhoek<sup>1)</sup> an den grossen Gefässen der Eiche die gehöften Poren, ohne sie richtig zu deuten, entdeckt und Moldenhawer<sup>2)</sup> die Holzstumpfszellen den Spitzzellen gegenüber genügend charakterisirt hatte, wurde die Kenntniss des anatomischen Baues des Eichenholzes bis auf unsere Zeit nicht wesentlich gefördert. Zwar weist Hill<sup>3)</sup> schon 1770 darauf hin, dass bei immergrünen Eichen die Gefässe im Stamme eine radiale Anordnung erkennen liessen, doch hat er seine Untersuchungen an zu jungen, noch nicht ausgewachsenen Stämmen gemacht. Auch sind seine Angaben bei Anwendung von volksthümlichen Namen für verschiedene Eichenarten zu unbestimmt, als dass sie der weiteren Forschung einen sicheren Grund hätten geben können. In jungen, 1–6jährigen Eichenstämmen sind die Gefässe und Holzspitzzellen stets radial angeordnet. Erst im älteren Stamm nehmen die Gefässe eine beständige Gestalt an und befinden sich dann in bestimmter, gewissen Arten charakteristischer Anordnung unter den übrigen Bestandtheilen des Holzes. Daher eignet sich das später entstandene, secundäre Holz zur Unterscheidung von Holzarten nach anatomischen Merkmalen am besten. —

Es blieb Hugo von Mohl<sup>4)</sup> vorbehalten, im Eichenholz zweierlei Arten von Spitzzellen zu entdecken, nämlich solche, die keine „Tüpfel“ besitzen und andere, welche meist in der Nähe der Gefässe befindlich „Hoftüpfel“ aufzuweisen haben. Diese Entdeckung wurde später von Theodor Hartig<sup>5)</sup> bestätigt, denn dessen „linsenräumig getüpfelte Holzfaser“ ist nichts anderes als die gehöft geportete Holzspitzzelle. Letzterer weist zugleich mit Bestimmtheit auf die Verschiedenheit in der Grösse und Anordnung der Gefässe des Eichenholzes hin und verwendet diese Verhältnisse zur Charakteristik des Stammes von Quercus. Er hebt hervor die Anordnung der Holzstumpfszellen („Schichtzellen“) zu tangentialen

1) Leeuwenhoek: Opera omnia, Tom. I p. 12, Fig. 4 u. 7; Tom. III p. 288, Fig. 19, Tom. III p. 464, Fig. 10 u. 11.

2) Moldenhawer: Beyträge zur Anatomie der Pflanzen, 1812.

3) John Hill: The construction of timber from its early growth. London 1770, p. 169.

4) v. Mohl: Ueber die Poren des Pflanzenzellgewebes, 1828, p. 23.

5) Th. Hartig: Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands, 1851, p. 144.



Streifen und erkennt richtig, dass sie aus „Cambialfasern“ durch Quertheilung derselben entstehen.

Carl Sanio<sup>1)</sup> macht auf vier verschiedene Arten von Markstrahlen des Eichenstammes aufmerksam, stellt jedoch für *Quercus Ilex* breite primäre Markstrahlen in Abrede, eine Beobachtung, die ich am Stamm derselben Eichenart (entstammend dem Königl. botanischen Garten zu Berlin) nicht bestätigt gefunden habe. Dagegen betont er die nahezu gleiche Grösse und radiale Anordnung der Gefässe bei erwähnter Eiche.

Es berücksichtigt ferner Wiesner<sup>2)</sup> den anatomischen Bau von *Quercus pedunculata* Ehrh., *Q. sessiliflora* Sm., *Q. Cerris* L. und *Q. pubescens* Willd. Seine Beobachtungen sind lückenhaft und erstrecken sich nur auf Querschnitte. Es kann nicht gerechtfertigt werden, dass er auf dem Querschnitt von *Q. Cerris* die radial angeordneten Züge kleiner Gefässe, die man schon mit blossen Auge erkennen kann, nicht abbildet.

In neuester Zeit zogen J. Möller<sup>3)</sup> und Paul Sanio<sup>4)</sup> den Eichenstamm nochmals zur näheren Untersuchung. Ersterer giebt eine genauere Beschreibung der Bestandtheile des secundären Holzes von *Quercus Cerris* und fügt dabei bereits Bekanntem nichts wesentlich Neues hinzu. P. Sanio berücksichtigt bei Bearbeitung des Stammes von *Quercus pedunculata* das Holz der Markscheide und entdeckt die getheilte Holzspitzzelle, welche mit der gefächerten Librifaser C. Sanio's identisch ist.

Es hat bisher kein Anatom den Bau des Holzes sehr vieler Arten dieser grossen Gattung näher zu erforschen gesucht, um die bereits aufgestellten Diagnosen des Eichenholzes zu prüfen und sichere Merkmale für Arten oder Artgruppen zu gewinnen. Das, was die erwähnten Forscher von dem Bau einiger Stämme aus sagten, bedurfte noch einer weiteren Bestätigung durch ausgedehntere Untersuchungen. Ich will jedoch damit keineswegs behaupten, dass meine Arbeit bereits den Abschluss der anatomischen Erfor-

1) C. Sanio: Botanische Zeitung Jahrg. 1863, p. 404 u. 408.

2) Wiesner: Rohstoffe des Pflanzenreichs, 1873, p. 607.

3) Möller: Denkschriften der kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu Wien, 1876, 36. Bd., mathem.-physikal. Klasse, p. 297.

P. Sanio: Programm der Realschule auf der Burg. Königsberg 1877, p. 6.

schung bilde, sondern behalte es mir vor, über diesen Gegenstand noch weitere Ergebnisse zu sammeln.

Die Holzanatomie bietet rüstigen Arbeitern ein weites Feld für emsige Thätigkeit, und erst dann werden vollkommen sichere Resultate erzielt werden, wenn möglichst viel Material von einheitlichen Gesichtspunkten aus gut untersucht sein wird. Es war durchaus nothwendig, gewisse unveränderliche Grössen- und Lagerungsverhältnisse von Holzbestandtheilen aufzusuchen, um dieselben zur Gruppierung der verschiedenen Eichenhölzer zu verwerthen. Zunächst eignen sich Anordnung und Baubeschaffenheit der Gefässe zur Bildung grösserer Artgruppen, und die Dimensionen der Markstrahlen sowie die Art ihrer Vertheilung im Stamme bieten Merkmale dar, die in einigen Fällen sogar die Eichenart erkennen lassen. Doch darf auf dieses letztere Merkmal nicht unbedingt Gewicht gelegt werden, da bereits Beobachtungen lehren, dass die Ausdehnung und Anordnung der grossen Markstrahlen einige Schwankungen zeigen. Es müssten zahlreiche Untersuchungen verschiedener Stämme einer und derselben Art angestellt werden zum Zweck der Begrenzung von Abweichungen im Bau und Anordnung der Markstrahlen. Das Holz der meisten von mir untersuchten Eichen zeigt recht zahlreiche nahestehende breite Markstrahlen, die stets mit blossem Auge wahrgenommen werden können. Nur bei *Quercus rugosa* Née<sup>1)</sup>, *Q. chrysolepis*, *Q. glabra* Thbg., *Q. oblongifolia* Torr., *Q. cuspidata* Thbg.<sup>2)</sup> und ganz besonders auffallend bei *Q. dilatata* Lindl., einer Eiche vom Himalaya, bemerkte ich eine wesentliche Abänderung im Bau derselben. Die breiten Markstrahlen verschwinden hier gegen die Peripherie des Stammes, indem sie von recht zahlreichen Holzspitz- und Stumpfzellen, seltener von Gefässen durchsetzt werden, was besonders auf dem tangentialen Schnitt gut zu erkennen ist. Bei *Quercus dilatata* erscheint der ganze breite Markstrahl unter dem Mikroskop in viele kleine Markstrahlen aufgelöst. Es sind dies die „aussetzenden Markstrahlen“ Hartig's<sup>3)</sup>, welche

---

1) Bei dieser und *Q. Ilex* sind sie von Spitzzellen stark durchsetzt.

2) Bei diesen Arten treten einige Markstrahlen an der Peripherie des Stammes nicht heraus.

3) Botanische Zeitung 1859, p. 94.

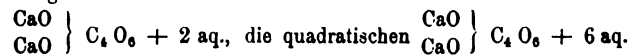
Wiesner<sup>1)</sup> „scheinbar deutliche“ nennt und sie nur für *Tectonia grandis* L. fil., *Alnus*, *Carpinus* und *Corylus* angiebt.

Sehr eigenthümlich ist auch das öftere Vorkommen von Krystallen des oxalsauren Kalks<sup>2)</sup>, die meines Wissens nur von Schacht<sup>3)</sup> für Eichenholz und zwar im Parenchym von *Quercus Suber* constatiert wurden. Ich fand sie in Holzstumpf- und Markstrahlzellen vieler Eichen und nur in dem Holz folgender Arten habe ich sie nicht finden können. Es sind dies: *Quercus pedunculata*, *Thomasii*, *sessiliflora*, *macranthera*, *grosseserrata*, *lobata*, *Prinus*, *aquatica*, *Catesbaei*, *imbricaria*, *chrysolepis*, *glauca*, *gilva*, *glabra* und *cuspidata*. Bei *Quercus virens* Ait. und *hypoleuca* Engelm. konnte ich sie nur in den Stumpfzellen entdecken, doch dürften sie wohl auch hier in den Markstrahlzellen noch vorkommen.

Th. Hartig<sup>4)</sup> scheint im Eichenholz Aehnliches gesehen zu haben, doch giebt er keinen genauen Aufschluss über die chemische Natur der Krystalle und nennt auch keine bestimmte Eichenart, deren Holzzellen dergleichen enthalten könnten. Ich bemerkte die erwähnten Krystallkörper in der Nähe Stärke führender Stumpfzellen. Im Holz des jungen Stammes von *Quercus Fordii* Hort. konnte ich fünf vertical über einander liegende, aus einer cambialen Zelle durch Quertheilung entstandene Stumpfzellen beobachten, von denen je zwei Endzellen Stärkekörner und die mittlere vier Krystalle enthielten. Die Stärkekörner wurden wie gewöhnlich durch Jodzusatz blau, während die Krystalle hell blieben; auch zeigten letztere weder gebogene abgerundete Kanten wie die Krystalloide, noch zersetzten sie sich in der Essigsäure, sondern lösten sich in Salz- oder Salpetersäure, ohne aufzubrausen. Dieses Verhalten zu den Reagentien nöthigte mich, sie für Krystallformen des oxalsauren Kalks zu halten, der ja für einige Hölzer und für die Rinde von *Quercus pedunculata*

1) l. c. p. 522 u. 523.

2) Fig. 1a, b, c, d. Nach Souchay und Lenssen (*Annalen der Chemie und Pharmacie*, Bd. 100 p. 311) haben die klinorhombischen Formen die Zusammensetzung:



3) Schacht: *Der Baum*, p. 193.

4) Th. Hartig: *Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen*, 1878, p. 122.



**schon** von C. Sanio<sup>1)</sup> nachgewiesen wurde. Auf meine Bitte hatte **Herr** Professor Bauer die Güte, einige Copien dieser Krystalle in **Augenschein** zu nehmen und sein massgebendes Urtheil dahin zu **äussern**, dass die copirten Krystallkörper im Allgemeinen von den **monoklinen** Krystallen des oxalsauren Kalks, wie sie von Holzner<sup>2)</sup> **beschrieben** und **abgebildet** wurden, nicht verschieden sein dürften, **aber** wegen ihrer Kleinheit (die Krystalle sind 0,017—0,020 mm **lang**, wenigstens in der Mehrzahl der Fälle) keine oder doch nur **eine** sehr zeitraubende krystallonomische Untersuchung zuliessen, **ohne** welche man über die systematische Stellung der erwähnten **Krystalle** nichts mit Bestimmtheit aussagen könne. Für das freundliche **Entgegenkommen** des Herrn Professor Bauer bringe ich hier **pfllichtschuldigst** meinen besten Dank.

---

### **Die Bestandtheile des Eichenholzes im Allgemeinen.**

Am besten treten die wesentlichsten Grundbestandtheile des **Holzes** auf Querschnitten hervor, und will man die einzelnen Zellen **einer** genauen Untersuchung unterwerfen, so empfiehlt es sich, das **Holz** in wässriger Chromsäurelösung oder durch Kochen in der **Schultze'schen** Mischung zu maceriren. Ich behandelte das Eichenholz mit Chromsäurelösung, weil mir diese bequemer schien und **eben** dieselben Resultate ergab wie die beim Kochen schädliche **Dämpfe** entwickelnde Schultze'sche Mischung. —

Zunächst will ich die Zellen, wie sie dem Auge des Beobachters **im** Verbande als fester Holzkörper erscheinen, berücksichtigen und die durch Maceration gefundenen Ergebnisse theils hier schon bei **Beschreibung** einzelner Zellen, theils später bei Charakterisirung der **Hölzer** verwenden.

---

1) Monatsberichte der Berliner Akademie vom April 1857, p. 252. — *Linnaea* 1857, 29. Bd. p. 127. — J. Möller in den Denkschriften der k. k. Akademie zu Wien. Mathem.-physik. Classe 1876, p. 371 u. 375.

2) Holzner: *Flora* 1864, p. 273.

Macht man einen Querschnitt durch den Eichenstamm, so wird man in der Mitte desselben einen braungelben oder braunrothen fünfstrahligen Fleck bemerken, der vom querdurchschnittenen Mark herrührt. Von diesem gehen in radialer Richtung gelbliche oder braunrothe breite Markstrahlen bis zur Peripherie des Stammes. Es sind dieses die primären breiten Markstrahlen, welche erst von Schacht<sup>1)</sup> erkannt und benannt wurden. Zwischen den soeben erwähnten, kann man ausserdem noch andere breite Markstrahlen bemerken, die zwar bis zur Peripherie des Stammes reichen, aber nicht in das Mark münden. Schacht hat diese Markstrahlen secundäre genannt, weil sie später als die primären entstanden. Genau dieselben Verhältnisse lassen sich bei den schmalen oder kleinen Markstrahlen nachweisen. Letztere werden jedoch durch die Ausdehnung der Gefässe beim Wachsthum zur Seite gedrängt, verlaufen aber hinter den Gefässen durch die Grundmasse des Holzes genau radial. Nur bei einigen Eichenhölzern sind diese schmalen Markstrahlen mit blossem Auge zu erkennen. Ich sah sie schon sogar auf weniger guten Querschnitten bei *Quercus rugosa* zu 30—39 zwischen zwei etwa 3 mm von einander abstehenden breiten Markstrahlen. Dagegen zählte ich bei *Quercus coccinea* etwa 8 schmale Markstrahlen zwischen zwei 1,5 mm<sup>2)</sup> abstehenden breiten Strahlen. Deutlich waren sie meinem unbewaffneten Auge bei *Quercus Thomasii*, *iberica*, *lyrata*, *oblongifolia*, *virens*, *tinctoria*, *rubra*, *lobata* und *glandulifera*. Mit dem Mikroskop erkennt man, dass die Spitzzellen die Form der Markstrahlen durch starken seitlichen Druck wesentlich modificiren können. Seltener kommen solche Markstrahlen vor, welche, vom Marke ausgehend, die Peripherie des Stammes nicht erreichen. Ich machte bereits in der Einleitung auf dieselben aufmerksam. Die Individualität der breiten Markstrahlen geht bei *Quercus dilatata* Lindl. völlig verloren. Man sieht unter dem Mikroskop, dass die tangential durch Holzzellen und Gefässe getrennten, radial verlaufenden Markstrahlen von 2—3 Zellen horizontal zusammengesetzt, dennoch zu einer Gruppe gehören, die einem breiten Markstrahl entspricht. Der Tangentialschnitt macht denselben Eindruck und der

1) Schacht: Anatomie u. Physiologie der Gewächse, Bd. II. p. 49.

2) tangential.

**radiale** Schnitt zeigt keine „Spiegel“, die ich bei allen Eichen doch **sonst** vorfand.

Am dichtesten und breitesten (0,5—1 mm horizontal) fand ich die **Markstrahlen** in den Stämmen von *Quercus Cerris*, *serrata*, *rugosa*, *nigra*, *palustris*, *paucilammellosa*, *glabra*, *thalassica*, *Burgeri*, *oblongifolia*, *virens*, *Wislizeni*, *Phellos* und *imbricaria*. Breite, horizontal mehr als 5 mm abstehende Markstrahlen kommen vor bei *Quercus rubra*, *Catesbaei* und *bicolor*. Dasselbe Verhältniss soll nach Wiesner<sup>1)</sup> bei *Quercus sessiliflora* obwalten. Am spärlichsten sind sie aber im Stamme von *Quercus cuspidata* Thbg. zu finden, wo sie sowohl vertical als auch horizontal 1—2 cm entfernt den Holzcylinder radial durchsetzen. Auf vielen Querschnitten waren keine breite Markstrahlen zu bemerken, so dass ich anfangs vermuthete, diese Eiche würde dieselben überhaupt entbehren. Nach längerem Suchen stiess ich endlich auf breite Markstrahlen, und bei vorsichtiger Behandlung des bereits morschen Holzes gelang es mir, alle sonst bei Eichen beobachteten Modificationen der Markstrahlen zu entdecken. Doch sind die meisten Markstrahlen secundär, die wenigsten primär und „aussetzend“. Betrachtet man den von der Rinde entblösten längsstreifigen Stamm von der Seite, so bemerkt man an seiner Oberfläche etwa 2—5 mm lange und 0,5—1 mm breite vertical gestreckte Grübchen mit rundlichen Rändern. Dieses sind die Ausmündungsstellen breiter Markstrahlen, und man wird letztere stets treffen, wenn man, dieses Merkmal beachtend, durch den Stamm Schnitte macht. Es wäre sehr interessant, zu erfahren, ob solche Eigenthümlichkeiten im Stammbau bei allen asiatischen Eichen der Abtheilung *Chlamydobalanus* Endl., zu welcher auch *Quercus cuspidata* gehört, anzutreffen sind. Brandis<sup>2)</sup> bemerkt allerdings bei Erwähnung der zu *Chlamydobalanus* gehörigen *Quercus lancifolia* Roxb.: „A species differing from most other oaks by a ruminant albumen and by the structure of the wood, which has very fine medullary rays“, doch bedarf diese Bemerkung noch einer weiteren Bestätigung, da breite Markstrahlen

1) l. c. p. 605.

2) Brandis: The forest Flora of North-West and Central-India, London 1874, p. 489.



nur selten<sup>1)</sup> zu sein brauchen, um bei weniger sorgfältig angestellten Untersuchungen für fehlend erklärt zu werden. Meine Forschungen ergeben, dass in allen von mir untersuchten Eichenstämmen sowohl breite als auch schmale Markstrahlen vorkommen, woran das Holz der Gattung *Quercus* von den verwandten Gattungen *Castanopsis* und *Castanea*, deren Stämme nur schmale, 1—2 Zellen<sup>2)</sup> breite Markstrahlen besitzen, leicht unterschieden werden kann.

Gewöhnlich sind die Zellen der Markstrahlen radial gestreckt, doch kommen sie auch in nahezu kubischer Form vor in noch jugendlichen Stämmen hin und wieder und fast regelmässig am Schluss des Jahresringes im Herbstholz<sup>3)</sup>. Ihre Querwände stehen nur bei den in der Mittellinie des Strahls befindlichen Zellen in tangentialer Richtung, senkrecht zu den Längswänden. Dagegen sind die Querwände der von der Mediane seitlich gelegenen Zellen zu ihren Längswänden schief gerichtet, so dass sie mit den letzteren spitze, nach der Peripherie des Stammes gerichtete Winkel von 15—60° bilden. Auffallend spitz sind diese Winkel bei *Quercus oblongifolia*<sup>4)</sup>, *laurifolia* und *glauca*, wovon man sich bei Betrachtung von Querschnitten überzeugen kann. Nach der Maceration tritt die prosenchymatische Gestalt dieser im Mittel 0,14 mm langen und 0,020 mm breiten Markstrahlzellen am deutlichsten hervor. Sehr eigenthümlich ist auch das Vorkommen ungewöhnlich hoher platter Zellen, die vertical 0,10 mm messen und neben relativ niedrigen 0,02 mm hohen Zellen stehen. So in den breiten Markstrahlen von *Quercus oblongifolia*<sup>5)</sup>. Die Grössenverhältnisse der Markstrahlzellen werden durch folgende Zahlen am besten verdeutlicht werden.

Länge 0,05 mm im Mittel<sup>6)</sup>

Höhe und Breite 0,022 - - -

Die Wände der Markstrahlzellen fand ich 0,0041 mm dick. Gewöhnlich besitzen sie einfache 0,003—4 mm weite Poren. Doch

1) oder stark von Holzzellen durchsetzt.

2) Seltener sind sie horizontal 3 Zellen breit.

3) Fig. 3 m.

4) Fig. 4 a.

5) Fig. 4 b.

6) Das Mittel resultirt aus 171 Messungen aller untersuchten Eichenarten.

zeigen sie an den Gefässen auch gehöfte Poren, deren Durchmesser 0,0087 mm und darüber ist.

Am dichtesten sind die in tangentialer Richtung stehenden kürzeren Wände der Markstrahlzellen geport, ein Umstand, der die Böttcher nöthigt, die Fassdauben in radialer Richtung oder etwas schief zum Verlauf der Markstrahlen aus dem Eichenstamm herauszuschneiden. Sind auch die tangentialen Längswände der Markstrahlzellen dicht geport, wie bei *Quercus Cerris*<sup>1)</sup>, *Q. serrata* und den amerikanischen „Black-Oaks“, so eignet sich das Holz zur Anfertigung von Flüssigkeitsbehältern überhaupt nicht. Das Holz dieser Eichen gewährt hauptsächlich aus dem erwähnten Grunde dem Wasser leichter Zutritt, erweicht und wird leicht faul. Dagegen kann es sehr wohl zu Trockengefässen verarbeitet werden.

Die Markstrahlzellen, aber nur die der breiten Strahlen, zeigen Poren, die auf Zellzwischenräume ausgehen<sup>2)</sup>, eine von Professor Caspary an *Quercus pedunculata* zuerst beobachtete Eigenthümlichkeit dieser Zellen. Ich fand sie in den breiten Markstrahlen vieler Eichen. Die Markstrahlzellen führen nicht selten Stärkekörner, deren Grösse in den meisten Fällen 0,0087 mm war. Doch enthalten die grossen breiten Markstrahlen nur in gewissen Zellen und ganz ausschliesslich Stärke, die durch Jod leicht nachweisbar war. Andere, und zwar die meisten Markstrahlzellen hatten Gerbstoff zum Inhalt. Am besten war derselbe an der blauen Eisenreaction und ganz besonders auch bei Zusatz einer Lösung von bichromsaurem Kali zu erkennen. Die kleinen Markstrahlen führen meistens nur Gerbstoff. In den breiten Markstrahlen vieler Eichen<sup>3)</sup> konnte ich die bereits erwähnten Krystalle von oxalsaurem Kalk wiederfinden. Ganz besonders zahlreich waren sie in den breiten Markstrahlen von *Quercus*

1) Wiesner: l. c. p. 604 und nach werthvollen Angaben über amerikanische Eichenhölzer von Dr. Engelmann in einem Briefe an Herrn Prof. Caspary vom 29. 8. 82 aus Brookline Mass.

2) Fig. 2.

3) *Quercus thalassica*, *Burgeri*, *paucilammellosa*, *dilatata*, *lanuginosa*, *Ilex*, *Ilex* var. *Fordii*, *coccifera*, *Calliprinos*, *rugosa*, *agrifolia*, *Suber*, *Turneri*, *oblongifolia*, *coccinea*, *serrata*, *Phellos*, *palustris*, *rubra*, *rubra* var. *texana*, *tinctoria*, *Kelloggii*, *austriaca*, *Cerris*, *laurifolia*, *falcata*, *stellata*, *Garryana*, *undulata* var. *grisea*, *iberica*, *castaneifolia*, *bicolor*, *Michauxii*, *heterophylla*, *alba*, *lyrata*, *Wielizeni*, *macrocarpa*.

laurifolia, Michauxii und Wislizeni zu beobachten. Neben den erwähnten Bestandtheilen des Zellinhalts der Markstrahlen kommt auch Harz in kleinen Quantitäten vor, durch essigsaures Kupfer (Unverdorben-Franchimont'sches Reagens) und Hanstein's Anilinviolett nachweisbar.

Die Hauptbestandtheile des Eichenstammes sind: die Markstrahlen, das primäre und das secundäre Holz. Ersteres ist in einer dünnen Schicht um den centralen Markkörper gelagert, wurde von Hill<sup>1)</sup> zuerst genauer erkannt und beschrieben. Er nennt es corona medullaris (circle of propagation) weil er annahm, dass es zum Wachsthum des Stammes wesentlich beitrage; eine irrige Behauptung, die durch bessere Beobachtung beseitigt wurde.

Dieses primäre Holz, auch Markscheide genannt, wird von den erstgebildeten Bestandtheilen des Stammes zusammengesetzt und enthält Schraubengefäße und sehr enge Schraubenleitzellen in mehr oder weniger radialer Anordnung. Die Gefäße sind hier fast durchweg leiterförmig durchbrochen, während die Durchbrechung mit rundem Loch seltener zu beobachten ist. Dagegen sind im secundären Holz aller von mir untersuchten Eichen mit Ausnahme von *Q. cuspidata*<sup>2)</sup> und *Q. pedunculata* im Splint, wo an einigen Gefäßen auch eine leiterförmige Durchbrechung zu bemerken war, die Gefäße mit rundem oder langelliptischem Loche durchbrochen. Die Porenleitzellen mit ihren dünnen Wänden und meist quergestellten Poren sind nur in der Markscheide zu finden, aber keineswegs im secundären Holz. Ich hebe dieses ausdrücklich hervor, weil Wiesner die dünnwandigen, gefäßähnlichen Uebergangszellen<sup>3)</sup> (= Tracheiden C. Sanio z. Theil), die im secundären Holz nur in der Nähe von Gefäßen stehen, für „getüpfelte Leitzellen“<sup>4)</sup> hält. Nach Prof. Caspary<sup>5)</sup> kommen Leitzellen nur in der Markscheide vor. Zwar sind die Be-

---

1) l. c. p. 24.

2) Fig. 11.

3) Auf den Rath des Professors Caspary nenne ich diese weiten, oft schon an einem Ende durchlöchernten Zellformen „Uebergangszellen“, weil sie in der That einen Uebergang der dünnwandigen Holzspitzzelle in das Gefäß vorstellen und in morphologischer Hinsicht zwischen beiden die Mitte halten.

4) Wiesner: l. c. p. 605.

5) Pringsh. Jahrb. Bd. IV. p. 101.



standtheile der letzteren von denen des secundären Holzes genetisch und morphologisch verschieden, schon an der Art ihrer Verdickung leicht kenntlich, doch zeigen sie bei vielen Eichen in demselben Theil des Stammes gleiche Gestalt und Anordnung, eignen sich daher mehr zur Charakterisirung der Gattung als der Art und werden von mir nicht weiter berücksichtigt werden. In sehr vielen Fällen konnte ich nur über das bereits ausgewachsene secundäre Holz verfügen, zu dessen Bestandtheilen ich mich jetzt wende.

Zwischen der Markscheide und der Rinde befindet sich der mächtige Cylinder des secundären Holzes radial von den verschiedenen bereits erwähnten Markstrahlen durchzogen und zum grössten Theil von dickwandigen Holzspitzzellen zusammengesetzt. Eine Ausnahme hiervon macht nur die nordamerikanische *Quercus lyrata* Walt., in deren Holz die weitlichtigen Gefässe, Uebergangs- und Stumpfpzellen über die Holzspitzzellen offenbar das Uebergewicht haben.

Bei unseren nordischen Eichen und vielen anderen Arten mit periodisch wechselnder Belaubung bemerken wir auf Stammquerschnitten eine deutliche Sonderung der Bestandtheile des Holzes zu concentrischen Lagen, den sogenannten Jahresringen, da sie den jährlichen Zuwachs des Holzes bezeichnen. Alle Jahresringe eines völlig ausgewachsenen Stammes zeigen einen nahezu gleichen Bau, da sie gleiche Zellarten in beständiger Aufeinanderfolge enthalten und nur die Quantität der letzteren, nicht etwa eine morphologische Verschiedenheit, bedingt eine Abänderung in räumlicher Hinsicht. Eine abweichende Anordnung der Zellen des secundären Holzes ist nur in jungen Stämmen zu bemerken. So sind z. B. bei *Quercus pedunculata* und vielen anderen Eichen in den ersten Jahresringen die grossen weiten Gefässe bloß radial angeordnet, und ihre Wände sind dünner. In später gebildeten Jahresringen sind sie im Frühlingsholz tangential nahestehend anzutreffen, so dass ihre Anordnung concentrische Kreise erkennen lässt, wodurch ein Jahresring deutlich begrenzt wird. Aber nicht alle Eichenarten besitzen den gleichen Stammbau.

Bei den meisten immergrünen Eichen sind die Jahresringe nicht durch tangential nahestehende, weite Gefässe im Frühlingsholz begrenzt, können mit blossem Auge nicht deutlich wahrgenommen werden und selbst mit Hülfe des Mikroskops sind sie bei *Quercus*

dilatata, paucilammellosa und chrysolepsis oft nicht zu finden. Dieses kommt daher, dass bei den meisten immergrünen Eichen kein periodischer Stillstand in der Vegetation eintritt, wodurch eine wesentliche Abänderung der Zelldimensionen bewirkt wird. Durch die continuirliche Thätigkeit des Cambiums werden in stetiger Aufeinanderfolge die gleichen Bestandtheile ohne bedeutende Abweichung gebildet. Nur bei den immergrünen Eichen: *Quercus Wislizeni*, *castaneifolia*, *glandulifera*, *serrata* und zum Theil auch bei *Qu. cuspidata*!) wie bei *Q. agrifolia* sind die Grenzen der Jahresringe durch weitere Gefässe im Frühlingsholz markirt und daher schon mit blossen Auge sichtbar. Mit dem Mikroskop erkennt man jedoch in sehr vielen Fällen sogar die Grenzen der scheinbar undeutlichen Jahresringe. Bei den meisten immergrünen Eichen, in deren Stämmen gleich grosse isolirte Gefässe in radialen Zügen angeordnet stehen, kann man dennoch kürzere oder längere, tangentiale schmale Reihen dunklerer Holzzellen<sup>2)</sup> entdecken, durch welche die Jahresringe angedeutet werden. Bei den japanesischen immergrünen Eichen, die ich untersuchen konnte, werden sie durch diese dickwandigen concentrisch gelagerten tangential breiten Holzzellen recht regelmässig bezeichnet. Die darauf folgenden Zellen des nächsten Jahresringes sind etwas weitlichtiger, doch besitzen die Gefässe bei einem Durchmesser von 0,17 mm gleiche Weite, sind völlig isolirt und nach dem Typus der immergrünen Eichen radial angeordnet. Diese Verhältnisse zeigen Querschnitte von *Quercus glabra*, *glauca*, *gilva*, *thalassica*, *Burgeri* und *cuspidata* sehr deutlich. Weniger gut ausgeprägt sind die Jahresringe bei folgenden immergrünen Arten: *Quercus virens*, *oblongifolia*, *Ilex* nebst der var. *Fordii*, *Suber*, *coccifera*, *lanuginosa*, *Calliprinos* und *rugosa*.

---

1) Auch bei *Castanopsis chrysophylla*.

2) Th. Hartig nennt diese Zellen „Breitfasern“ (*Leben der Pflanzenzelle* p. 42). Ueber die Unzulässigkeit dieser Bezeichnung vgl. C. Sanio in der *Bot. Zeitung* von 1863, No 11.

## Gefässe.

In den Stämmen der Eichen mit abfallendem Laube, wie auch einiger immergrüner Arten, bemerkt man auf Querschnitten zwei Arten von Gefässen, die sich durch Weite und Anordnung von vornherein unterscheiden. Während die grossen 0,30—0,45 mm weiten Gefässe sich im Frühlingsholz befinden<sup>1)</sup>, wo sie dicht stehend concentrische Kreise zusammensetzen, sind andere, 0,02—0,20 mm weite, sogenannte kleine Gefässe<sup>2)</sup> in schmäleren und breiteren Zügen radial quer durch den Jahresring angeordnet, so dass sie auf dem Querschnitt im Ganzen ein baumartiges Bild oder hellere Streifen von verschiedener Breite erkennen lassen. Doch konnte ich in schmäleren Jahresringen letztere auch in einer zum Radius schief gehenden Richtung angeordnet vorfinden. Stets sind die Gefässe von weitlichtigen Uebergangs- und Stumpfcellen umgeben. Seltener finden sich dickwandige Holzspitzzellen in ihrer Nähe. Wie bereits erwähnt, sind in den Stämmen der meisten immergrünen Eichen nur Gefässe einerlei Art<sup>3)</sup> anzutreffen, deren Weite 0,15 mm im Mittel beträgt, mithin in Bezug auf die weiten Gefässe der Eichenarten des anderen Typus gering zu nennen ist. Diese gleichweiten Gefässe lassen nur eine radiale Anordnung erkennen und ihre Wände sind im Mittel 0,0087 mm dick, eine Eigenthümlichkeit, die sie allerdings mit den kleinen Gefässen einiger Arten der Eichen mit wechselnder Belaubung gemein haben. — Am kürzesten sind die weiten Gefässe des Frühlingsholzes bei *Quercus pedunculata* und *mongolica*, wo der Querdurchmesser die Länge des Gefässes übertreffen kann. Bei ersterer war ein Gefäss 0,20 mm lang und 0,32 mm weit, bei letzterer ein solches von 0,26 mm Länge und 0,35 mm Weite anzutreffen. Beide zeigten das Aussehen kurzer gerader Cylinder; aber nicht immer ist die Gestalt der Gefässe so regelmässig. Ihre Enden sind in den meisten Fällen schnabelartig ausgezogen<sup>4)</sup>. In dem Holz von *Quercus Wislizeni*, *thalassica* und *cuspidata* sah ich Gefässe mit 0,17 mm langen Schnäbeln. Dieselben stiessen mit schiefen

1) Fig. 27 G u. 28 G.

2) Fig. 27 g u. 28 g.

3) Fig. 29 G.

4) Fig. 6, 7 u. 9.



Enden aufeinander und communicirten durch rundliche oder elliptische Löcher. Das Ende eines Gefässes kann auch durch zwei einander genäherte Löcher mit zwei anstossenden Gefässen in Verbindung stehen, wie ich an macerirtem Material von *Quercus pedunculata*<sup>1)</sup> und *oblongifolia*<sup>2)</sup> beobachten und abbilden konnte.

Nicht immer findet sich die Durchbrechung des Gefässes an dessen Ende; bei *Quercus oblongifolia* kommt sie nahezu in der Mitte der engeren Gefässe vor. Bei den Gefässen des secundären Eichenholzes ist die Durchbrechung mit grossem länglich rundlichem Loche Regel, doch kommt an den Gefässen von *Quercus pedunculata* hin und wieder die leiterförmige Perforation vor, namentlich im Splint. Dasselbe konnte ich im Holze von *Quercus cuspidata* beobachten, wo diese Art der Durchbrechung der Gefässe öfter vorkommt, wie ich bereits erwähnt habe.

Die Gefässe können einfach und gehöft geport sein. Sobald sie an Markstrahlen stossen, werden ihre Wände unregelmässig weit, zuweilen gehöft geport. Die Poren sind flach, im Umriss elliptisch oder länglich, fast viereckig. Eine völlige Resorption der Gefässwand konnte ich hier nicht feststellen. Gefässe mit solchen breiten Poren werden von Professor Caspary<sup>3)</sup> als „gefelderte“ bezeichnet.<sup>4)</sup> Diese flachen grossen Poren sind an den grossen Gefässen von *Quercus pedunculata* sehr unregelmässig gestellt und zuweilen doppelt begrenzt. Bei den immergrünen Eichen<sup>5)</sup>, besonders aber an den Gefässen von *Quercus glabra*, *rugosa*, *chrysolepis* sah ich sie nicht selten sehr regelmässig länglich viereckig. Die Markstrahlzellen zeigten in diesem Falle regelmässige, quer über die Breite der Wand sich erstreckende Poren. Ganz dieselbe Erscheinung konnte ich an Holzstumpfszellen<sup>6)</sup> wahrnehmen, wenn dieselben am Gefäss standen. Letzteres besass dann leiterförmig angeordnete Poren, was recht häufig im Splint der immergrünen Arten wahrzunehmen war, doch

---

1) Fig. 5.

2) Fig. 6.

3) „Ueber die Gefässbündel der Pflanzen“. Monatsberichte der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 10. Juli 1862.

4) Fig. 8.

5) Fig. 9.

6) Fig. 25.

kommen sie auch im Kernholz daselbst vor. Ausser diesen Poren liessen sich auch recht deutlich gehöft erkennen, welche vom Gefäss auf die Markstrahlzellen ausgingen. So bei *Quercus pedunculata* und *Q. lyrata*. Auch gegen Stumpfzellen sind sie gehöft geport neben der bereits erwähnten Modification. Von allen Porenarten sind an Gefässen die gehöften die verbreitetsten. Nicht selten kommen sie spaltenförmig vor, wobei der Hof kleiner als der Spalt ist. — Der Durchmesser der Hofpore beträgt 0,0087—0,01 mm. Der Porenang ist in den meisten Fällen 0,003—0,004 mm weit. Niemals habe ich bei Eichen die Hofporen sechsseitig begrenzt vorfinden können, selbst da nicht, wo sie z. B. bei *Quercus paucilamellosa*, *dilatata* und *oblongifolia* am Gefäss sehr dicht stehen, während es bei *Ulmus* doch recht häufig vorkommt, dass dichtstehende Hofporen sechsseitige Umrisse zeigen. Bei *Quercus cuspidata* waren sie an Gefässen weniger dicht, aber desto grösser und regelmässiger angeordnet zu beobachten. Die Gefässe unter einander und auch mit den Uebergangszellen stehen seitlich nur durch Hofporen in Verbindung.

In den Gefässen der meisten Eichen konnte ich Thyllen<sup>1)</sup>, Stopf- oder Füllzellen vorfinden. Sie stellen höchst unregelmässig begrenzte, meist dünnwandige, gelbe oder braune Zellen vor, die den angrenzenden Stumpfzellen entstammen dürften. In den Gefässen der *Quercus chrysolepis* konnte ich deutlich wahrnehmen, dass sie sich durch die Poren aus anliegenden Stumpfzellen hereindrängten. Ihre Wände sind einfach geport, doch kann der Porenang nur 0,0041 mm weit sein, wie bei *Quercus stellata*<sup>2)</sup>, aber er kann auch etwas weiter und die Pore bei elliptischer Umgrenzung sehr flach sein, wie z. B. bei Thyllen der Gefässe von *Quercus pedunculata* und vieler anderer Eichen. Fast sklerenchymatisch bei kugelförmiger Gestalt fand ich sie in den Gefässen von *Quercus castaneifolia* und *aquatica*. Sie enthalten zuweilen Gerbstoff, und bei *Quercus Kelloggii*<sup>3)</sup> konnte ich in diesen Zellen auch Stärkekörner vorfinden. Gewöhnlich sind sie in den Gefässen sehr locker

1) Botanische Zeitung, Jahrg. 1845, p. 225; 1868.

2) Auf Fig. 12 sind sie conisch und erscheinen auch gehöft.

3) Fig. 13.

und wenig gedrängt anzutreffen, doch füllen sie das Lumen derselben bei *Quercus paucilammellosa* und *dilatata* vollkommen, zu dichten Zellmassen geballt.

---

### Uebergangszellen.

In der Nähe der Gefässe und nur hier befinden sich die Uebergangszellen<sup>1)</sup>. Sie sind eine gefässartige Modification der Holzspitzzellen, unterscheiden sich jedoch von diesen durch ihre dünnen Wände (0,0041 mm), die stets mehr oder weniger spaltenförmige gehöfte Poren in linksläufiger Spirale angeordnet aufweisen. Ihre Wände zeigten in keinem Eichenholz irgendwelche Verdickung von Ring- oder Spiralforn.

Auch in der Länge sind sie von den kleinen engen Gefässen äusserst wenig verschieden. Sie sind bei allen untersuchten Eichenarten im Mittel 0,50 mm lang und 0,017 mm weit. Am längsten fand ich sie bei *Quercus alba* (1,18 mm lang), am kürzesten bei *Q. Durandii* und *Q. lyrata* (nur 0,20 mm lang). Ihre Enden sind nicht selten doppelt gekniet, wenn sie an Markstrahlen vorübergehen. Doch sind ihre Spitzen auch in Form von Widerhaken, wie bei *Quercus Wislizeni* und *Q. virens* hin und wieder zu beobachten. Gar nicht selten sind ihre Enden fussförmig<sup>2)</sup> erweitert oder gabelig getheilt<sup>3)</sup> (*Q. Wislizeni* u. a.). Die Gefässe drücken sie meist etwas flach, wobei ihre Wände verbreitert und wegen der Poren nach dem Zellinnern zu gezackt erscheinen. In den meisten Fällen führen sie keinen Inhalt (nur bei *Quercus dilatata* und *paucilammellosa* enthalten sie Gerbstoff).

---

1) Tracheiden, C. Sanio, Botanische Zeitung 1860, p. 201.

2) Fig. 16 a.

3) Fig. 17.

---



### Holzspitzzellen.

Den vorigen Zellen sind die dickwandigen Holzspitzzellen am ähnlichsten. Im wesentlichen kann man bei allen Eichen zwei Modificationen dieser Zellen unterscheiden:

1. die ungetheilte Spitzzelle, welche sowohl ohne als auch mit beiden Porenarten vorkommt;
2. die getheilte oder gefächerte Holzspitzzelle (= prosenchyma septatum C. Sanio).

Letztere ist in der Grundmasse des Eichenholzes nur sehr spärlich vertreten. Am zahlreichsten konnte ich sie bei *Quercus Garryana* vorfinden. Die enge dickwandige ungetheilte Holzspitzzelle bildet bei den meisten Eichenstämmen die Grundmasse des secundären Holzes, nur bei *Quercus lyrata* haben die weitlichtigen Zellen über sie ein merkliches Uebergewicht in quantitativer Hinsicht. Die Holzspitzzellen sind hier in radial gestellten Gruppen anzutreffen, die von einander durch radiale Gefäß- und Uebergangs- wie auch Stumpfczellgruppen, die Markstrahlen nicht zu vergessen, getrennt werden. Diesem Umstande schreibe ich die Leichtigkeit und Weichheit des Holzes von *Quercus lyrata* zu. Die dickwandigen Holzspitzzellen tragen wesentlich zur Schwere des Holzes bei. Es war schon Du Hamel du Monceau<sup>1)</sup> bekannt, dass das Kernholz mit dickwandigen Spitzzellen schwerer und dichter ist als der Splint mit vorwiegend weitlichtigen Zellarten. In den Stämmen der immergrünen Arten *Quercus dilatata*, *chrysolepis*, *paucilammellosa*, *glabra*, *glauca*, *gilva*, *Burgeri*, *virens*, *lanuginosa*, *rugosa* und *virens* sind sie die vorherrschende Zellart.

Die Länge der Holzspitzzellen fand ich bei allen untersuchten Eichen im Mittel (aus 171 Messungen) 1,224 mm, die Breite 0,017. Die kürzesten Holzspitzzellen beobachtete ich an einem allerdings jungen Stamme von *Quercus Calliprinos*. Sie massen nur 0,308 mm. Die längsten fand ich im ausgewachsenen secundären Holz von *Quercus aquatica* mit einer Länge von 2,04 mm und der im Mittel angegebenen Breite; sie sind mithin die längsten Holzspitzzellen,

1) Du Hamel du Monceau: „De l'exploitation des bois“, p. 122 u. 476.

denn C. Sanio<sup>1)</sup> fand nach seinen umfangreichen Untersuchungen die bedeutendste Länge dieser Zellen bei *Avicennia* sp., in deren Holz sie 2 mm messen sollen. — Am weitlichtigsten fand ich die Holzspitzzellen bei den weniger dauerhaften Stämmen der Arten *Quercus Garryana*, *Phellos*, *Prinos*, *nigra*, *Catesbaei* und *agrifolia*, wo sie 0,02—0,03 mm breit sind.

Das Holz dieser Eichen lässt sich auch leichter schneiden, als das der anderen Arten. Die schmalsten und englichtigsten Holzspitzzellen besitzen *Quercus heterophylla*, *grisea*, *dilatata* und *chrysolepis*. Sie sind hier bei oft verschwindend kleinem Lumen nur 0,013 mm breit. Die Zellwände bestehen nur aus zwei Schichten:

1. aus der dünnen äusseren Zellwand und
2. aus der bedeutend dickeren inneren der ersten von innen aufgelagerten Schicht, die nach Ablösung der äusseren Zellwand bei *Quercus oblongifolia* eine spiralgige Faltung erkennen liess.

Doch habe ich auch hier diese Erscheinung nicht oft beobachten können. Eine dritte aufgelagerte gallertartige Masse, welche C. Sanio für dickwandige Spitzzellen einiger Hölzer angiebt, konnte ich bei den Eichen nach Anwendung von Chlorzinkjod nicht wahrnehmen. In dem Holz aller von mir untersuchten Stämme kommen die Holzspitzzellen sowohl ganz ungeport als auch geport vor, doch gehören die meisten Poren derselben zur Kategorie der Hofporen mit schräg zur Längsachse der Zellen gerichtetem schalem Spalt, welcher länger als der Durchmesser des Hofes ist. Einfache Poren kamen an diesen Zellen nur hin und wieder vor. Im mittleren Theile des Jahresringes, wo die Holzspitzzellen dichte Massen zusammensetzen, sind sie ungeport. Gehöfte Poren zeigen die glatten Zellen am Schlusse jedes Jahresringes, wo sie radial 2—5 Lagen mächtig die Grenzen des Herbstholzes bezeichnen. Sie sind hier tangential verbreitert, wurden deshalb von Th. Hartig<sup>2)</sup> „Breitfasern“ genannt, besitzen 2—4 Reihen radial gerichteter Hofporen, von denen 1 resp. 2 auf den dem Frühlingsholz zugekehrten und die anderen, diesen entsprechend, auf den dem Herbstholz zugewandten Seitenflächen sich

---

1) Botanische Zeitung 1863.

2) Th. Hartig: „Leben der Pflanzenzelle“ p. 42.

be~~fin~~den. Gleich hinter diesen sieht man andere dickwandige Spitzzellen im Herbstholz, die auf dem Querschnitt mehr oder weniger rundlich erscheinen und deren Poren nach allen Richtungen der Windrose angeordnet sein können. Die Hofpore hat im Durchmesser 0,0087 mm, wovon in den meisten Fällen 0,0032—0,004 mm auf den Porengang kommen. Die grössten Hofporen sah ich an den Holzspitzzellen von *Quercus cuspidata*, *dilatata*, *Castanopsis indica* und *C. chrysophylla*, wo sie nicht selten die ganze Breite der Zellwand (0,0020 mm) einnehmen. Die Enden der Holzspitzzellen sind bei Eichen nicht nur zwei-, sondern auch dreispitzig<sup>1)</sup> anzutreffen. Nicht selten kommen seitliche Aussackungen der Zellwand vor, und hin und wieder waren auch Holzspitzzellen mit einem völlig stumpfen Ende anzutreffen<sup>2)</sup>. In den breiten Markstrahlen von *Quercus glabra*, *virens*, *oblongifolia*, *paucilammellosa* und anderen Eichenhölzern finden sich zuweilen verbreiterte Spitzzellen, die vielleicht die Auffassung zulassen, sie für verholzte Mutterzellen der Markstrahlen zu halten. Sie gewähren nicht selten den Anschein, als ob Spitzzellen sich zu Markstrahlzellen umwandelten, was ja im abgestorbenen Holz durchaus nicht stattfinden kann. Kommen Holzspitzzellen in der Nähe breiter Markstrahlen vor, die verhältnissmässig niedrig sind, wie in den Stämmen von *Quercus Cerris*<sup>3)</sup>, *serrata*, *oblongifolia*, *rugosa*, so werden besonders die zwischen zwei vertical übereinanderstehenden Markstrahlen befindlichen bedeutend gekrümmt. Berühren die Enden der Holzspitzzellen Markstrahlzellen, so werden sie eigenthümlich flachbuchtig gezähnt<sup>4)</sup>. Dadurch, dass diese Zellen mit ihren Enden zwischen einandergreifen und ein lebhaftes Spitzenwachsthum entwickeln, schieben sie sich nicht selten umeinander. Ich konnte besonders deutlich bei Holzspitzzellen von *Quercus oblongifolia*<sup>5)</sup> in einander verflochtene Enden vorfinden. Dieser Umstand trägt viel zur Zähigkeit des Holzes bei, doch soll nach Sargent<sup>6)</sup> gerade das

1) Fig. 19.

2) Fig. 21a.

3) desgl.

4) Fig. 18a.

5) Fig. 26.

6) Sargent: „A catalogue of the forest trees of North-America“ p. 50.



Holz der letzterwähnten Art brüchig sein, was durch die chemische Beschaffenheit der Zellwände begründet sein dürfte.

Die Eichenholzspitzzellen sind in den meisten Fällen leer, doch konnte ich in einigen derselben, bei *Quercus paucilammellosa* und *dilatata*, Gerbstoff entdecken, eine Eigenthümlichkeit, die bis jetzt C. Sanio<sup>1)</sup> nur bei *Syringa vulgaris* beobachtet hat.

---

### Holzstumpfzellen.

Zu den dünnwandigsten, weitlichtigen Bestandtheilen des Eichenholzes gehören die Stumpfzellen. Sie kommen bei allen Eichen in mehr oder minder deutlichen, längeren oder kürzeren, tangentialen unterbrochenen Binden vor<sup>2)</sup>. Besonders unter den dichtstehenden Holzspitzzellen des Herbstholzes ist ihre tangentiale Anordnung schon mit blossem Auge bemerkbar; sind ihre Reihen jedoch vielfach von Spitzzellen unterbrochen, so sind sie nicht mehr deutlich zu erkennen. Sie erscheinen dann, unter dem Mikroskop betrachtet, im Querschnitt in maschiger Anordnung<sup>3)</sup>. Im Frühjahrsholz kann man sie mit blossem Auge überhaupt nicht wahrnehmen. Hier sind alle Zellen mehr oder minder weitlichtig, ausserdem stehen die Holzstumpfzellen daselbst zerstreut. Mit dem Mikroskop erkennt man sie auf dem Querschnitt an den reichlich geporteten Querwänden. Ich fand ihre Länge im Mittel 0,09 mm, die Breite 0,02 mm. Selten waren sie über 0,1 mm lang: So bei *Quercus mongolica*, *Garryana*, *tinctoria*, *paucilammellosa*, *lanuginosa*, *Burgeri* und *cuspidata*. Ueber 0,03 mm breite Holzstumpfzellen waren bei *Quercus dilatata*, *paucilammellosa* und *Burgeri* zu finden.

Am regelmässigsten ausgebildet, ohne Abweichung von der typischen Form sind sie im Herbstholz anzutreffen. Dagegen erfährt ihre Gestalt im Frühlingsholz unter dem Druck der weiten Gefässe

---

1) Botanische Zeitung 1863.

2) Fig. 27 st u. 28 st.

3) Fig. 28, 29, 30.

eine wesentliche Abänderung, indem sie von letzteren theils breitgedrückt, theils auseinandergezerrt werden. Sie zeigen in diesem Falle längere Fortsätze, welche mit ähnlichen Fortsätzen benachbarter Stumpfzellen zusammenstossen<sup>1)</sup> oder auch frei endigen<sup>2)</sup>. In ersterer Form communiciren die Fortsätze durch eine Pore, in letzterer nicht. Zuweilen communiciren zwei benachbarte Stumpfzellen durch einfache Poren, die an seitlichen Ausbauchungen stehen, wie ich es besonders gut ausgeprägt bei *Quercus Kelloggii*<sup>3)</sup> vorfand. Von oben betrachtet erscheinen dann die Stumpfzellen mit Porengruppen auf den Längswänden. C. Sanio beobachtete die ersterwähnte Eigenthümlichkeit an den Stumpfzellen der *Porlira hygrometrica*<sup>4)</sup> zuerst und citirt in der Botanischen Zeitung von 1863 noch einige Hölzer, deren Stumpfzellen Aehnliches im Bau zeigen. Diese von ihm als „conjugirtes Parenchym“ bezeichneten Zellen sind bis jetzt noch in keiner Eiche beobachtet worden, um so merkwürdiger, da sie gerade in dem secundären Holz der so oft bearbeiteten *Quercus pedunculata* und *Cerris* nicht selten sind und gut ausgeprägt vorkommen.

Ich habe es vorfinden können bei *Quercus Durandii*, *alba*, *iberica*, *grosseserrata*, *mongolica*, *macranthera*, *palustris*, *sonomensis*<sup>5)</sup>, *imbriaria*, *aquatica*, *heterophylla*, *Catesbaei*, *coccinea*, *falcata*, *laurifolia*, *nigra*, *Phellos*, *rubra*, *rubra* var. *texana*, *tinctoria*, *Prinus*, *bicolor* nebst var. *Michauxii*, *Garryana*, *lobata*, *lyrata*, *stellata*, *macrocarpa*, *Suber*, *dilatata*, *glandulifera*, *castaneifolia*, *serrata*, *lanuginosa*, *coccifera*, *virens*, *oblongifolia*, *chrysolepis*, *agrifolia*, *hypoleuca*, *Wislizeni*, *paucilammellosa* und *cuspidata*. *Q. pedunculata* und *Cerris* habe ich bereits vorhin genannt. Die Poren der Holzstumpfzellen sind meist einfach, doch können sie gegen das Gefäß auch gehöft und elliptisch sein, wie ich besonders an immergrünen Eichenhölzern zu beobachten Gelegenheit hatte und bereits bei Beschreibung der Gefäße erwähnte.

Sie führten in den meisten Fällen Stärke, aber auch Gerbstoff war in ihnen nachzuweisen, namentlich bei *Quercus dilatata* und

1) Fig. 24.

2) Fig. 24b u. 23.

3) Fig. 22a.

4) Botanische Zeitung 1860, p. 197.

5) = *Kelloggii* Newb.

paucilammellosa. Ich fand in den Stumpfzellen Stärke bei *Quercus pedunculata*, *grosseserrata*, *Turneri*, *Cerris*, *sonomensis*, *imbricaria*, *heterophylla*, *laurifolia*, *Phellos*, *rubra*, *rubra* var. *texana*, *Michauxii*, *Ilex*, *Ilex* var. *Fordii*, *Suber*, *dilatata*, *glandulifera*, *castaneifolia*, *serrata*, *lanuginosa*, *Calliprinos*, *coccifera*, *virens*, *oblongifolia*, *chrysolepis*, *hypoleuca*, *rugosa*, *glabra*, *thalassica*, *paucilammellosa*. In den Stumpfzellen folgender Arten liessen sich besonders in der Nähe grosser Markstrahlen Krystalle von oxalsaurem Kalk beobachten: *Quercus macrocarpa*, *lyrata*, *alba*, *Durandii*, *Wislizeni* (sehr zahlreich), *heterophylla*, *glandulifera*, *bicolor*, *Michauxii*, *castaneifolia*, *iberica*, *grisea*, *Garryana*, *stellata*, *nigra*, *falcata*, *laurifolia*, *Cerris*, *austriaca*, *sonomensis*, *tinctoria*, *rubra*, *rubra* var. *texana*, *palustris* (selten), *Phellos*, *serrata*, *coccinea*, *hypoleuca*, *virens*, *oblongifolia*, *Turneri*, *Suber*, *agrifolia*, *rugosa*, *Calliprinos*, *coccifera*, *Ilex*, *Ilex* var. *Fordii*, *lanuginosa* (zahlreich), *dilatata* (selten), *paucilammellosa*, *Burgeri* und *thalassica*. —

Nachdem ich im Vorhergehenden die anatomischen Verhältnisse des inneren Baues des Eichenholzes genauer erörtert habe, werde ich nunmehr zur Gruppierung der Arten nach anatomischen Merkmalen übergehen. Im Allgemeinen sind Zellen und Gefässe im Eichenholz in Hinsicht der Gestalt nicht so sehr verschieden und werden daher von mir im Folgenden auch nur in Bezug auf ihre Anordnung in den einzelnen Jahresringen berücksichtigt werden. Es liessen sich hauptsächlich nach den Lagerungsverhältnissen der Gefässe und Stumpfzellen gewisse Gruppen bilden, welche die Merkmale der Arten im Allgemeinen zusammenfassen, so dass im Holz der einzelnen Art nur kleinere Abweichungen vom Charakter der Gruppen zu finden sind.

Die charakteristischen Merkmale der Eichenhölzer lassen sich makroskopisch bei Anwendung einer etwa viermal vergrössernden Loupe, sowie von doppeltchromsaurem Kali leicht finden. Zunächst glättete ich mit einem scharfen Messer den Querschnitt, wodurch die Lagerungsverhältnisse der verschiedenen zelligen Bestandtheile im Holzstamm deutlich hervortraten. Das Mikroskop diente mir nur zur genaueren Beobachtung der Breiten- und Stellungseigenthümlichkeiten einzelner Holzbestandtheile.

Auf dem tangentialen Schnitt konnte ich die horizontale und



verticale Ausdehnung sowie auch die Anordnung der breiten Markstrahlen beobachten, deren Durchschnitt besonders nach Bepinselung mit doppeltchromsaurem Kali von den umgebenden Holzzellen deutlich wurde. Die Angaben über die Zahl der breiten Markstrahlen für eine Fläche von 15 qmm beziehen sich lediglich auf die Tangentialschnitte in der Nähe der Peripherie des Stammes. Die kleinen schmalen Markstrahlen berücksichtigte ich nicht weiter, da sie bei nahezu gleicher Höhe und Breite nichts Charakteristisches darbieten.

Die radialen Schnitte weisen zwei wesentliche Merkmale des Eichenholzes auf. Man bemerkt auf ihren Flächen:

1. die sogenannten „Spiegel“, welche durch Höhe und Breite grosser Markstrahlen bedingt werden und in einigen Eichenhölzern eine charakteristische Farbe besitzen.

Bei *Quercus dilatata*<sup>1)</sup> sind sie nicht deutlich wahrzunehmen und im Holz von *Quercus cuspidata* ist ihr Vorkommen sehr selten.

2. lassen sich mehr oder weniger deutliche parallele Längstreifen in gleichmässigen Abständen erkennen, die von der Anordnung der Stumpfzellen zu mehr oder weniger deutlichen tangentialen Reihen herrühren.

Ich wurde auf dieses eigenthümliche Aussehen der Radialschnitte besonders durch die Untersuchung japanesischer Eichen aufmerksam und konnte es im Holze anderer Arten, wenn auch weniger deutlich, wiederfinden.

### **Einteilung der Eichenhölzer nach ihrem anatomischen Bau.**

**A.** Mit breiten hohen Markstrahlen, die nebst kleinen schmalen Strahlen (1—2 Zellen<sup>2)</sup> breit, 8—30 Zellen hoch) im Holzstamm radial angeordnet sind. Die Stumpfzellen stehen entweder in con-

<sup>1)</sup> Fig. 29.

<sup>2)</sup> Sehr selten sind sie 3 Zellen breit.

centrischen Kreisen oder in längeren und kürzeren tangentialen Reihen unter den dickwandigen Holzspitzzellen des Jahresringes. In jüngeren Stämmen zeigen sie eine grössere tangentiale und radiale Annäherung. In den später gebildeten Jahresringen ist die tangentiale Anordnung vielfach durch die Holzspitzzellen verwischt und gewährt auf dem Querschnitt mit dem Mikroskop betrachtet ein maschiges Bild.

a) Jahresringe durch grosse 0,31 mm weite Gefässe, die zu (geschlossenen) concentrischen Kreisen im Frühlingsholz angeordnet sind, sowie durch breite gehöft geport Holzspitzzellen des äussersten Herbstholzes scharf begrenzt und schon mit blossen Auge deutlich wahrnehmbar. Kleine, nur 0,05–0,1 mm weite Gefässe sind im Jahresring in radial angeordneten Reihen vorhanden.

I. Mit dünnen Gefässwänden von 0,004 mm Breite. Die kleinen engen Gefässe erscheinen auf dem Querschnitt im Herbstholz nicht völlig cylindrisch rund.

α) Die radialen Züge enger Gefässe erscheinen auf dem Querschnitt im Frühlingsholz schmal, verbreitern sich nach der Peripherie zu und kommen im Herbstholz des Jahresringes regelmässig zur Vereinigung. Die einzelnen kleinen Gefässe sind mit blossen Auge nicht sichtbar, aber sie stehen von weitlichtigen, dünnwandigen Uebergangs- und Stumpfzellen umgeben, und erscheinen daher im Verein mit denselben als helle radiale Streifen oder Züge, die von den bräunlichen dickwandigen Holzspitzzellen durch ihre Färbung abstechen. Letztere pflegen besonders an den breiten Markstrahlen in schmaler radialer Schicht durch den ganzen Jahresring angeordnet zu sein; ausserdem befinden sie sich in radialen Gruppen zwischen den radialen Zügen kleiner und den tangentialen grosser Gefässe, also im mittleren Theile des Jahresringes. Die grossen Gefässe im Frühlingsholz in mehreren Lagen, allseitig genähert, setzen breite concentrische Kreise zusammen.

† Radiale Züge kleiner Gefässe im Herbstholz von Spitzzellen sehr selten getrennt.

1. *Quercus lyrata* Walt.<sup>1)</sup>Over-Cup oak, Swamp Post oak, Water-White oak.<sup>2)</sup>

Die Stumpfsellen zeigen im Allgemeinen eine tangential Anordnung, doch sind ihre Reihen oft von dickwandigen Spitzzellen durchsetzt und nicht selten zu kürzeren und längeren tangentialen Gruppen abgetrennt, was besonders unter dem Mikroskop deutlich wird. Die breiten Markstrahlen stehen horizontal 1—2 mm ab. Auf dem Tangentialschnitt kommen auf 15 qmm ungefähr 6 breite Markstrahlen vor, deren Höhe (verticale Ausdehnung) 60—75 mm beträgt. Ihre Breite übersteigt noch nicht 0,5 mm. Auf dem Radialschnitt sind hellgelbrothe breite „Spiegel“ zu bemerken. Der Splint ist hellrothlich, das Kernholz dagegen etwas dunkler, fast rothbraun gefärbt. Die grossen Gefässe sind seitlich ein wenig zusammengedrückt, besitzen aber die unter a) angegebene Weite. Dasselbe gilt von den kleinen Gefässen.

Der technische Werth des Holzes ist nach Dr. Engelmann<sup>3)</sup> kein geringer, obgleich es sich leicht schneiden lässt. Da bei ihm die weitlichtigen Bestandtheile überwiegen, ist sein Gewicht nicht bedeutend.

Michaux fil.<sup>4)</sup> hält diese Species für die werthvollste aller Sumpfeichen.

Vorkommen<sup>5)</sup>: In den Sümpfen Nord-Carolinas, in den Thälern des Ohio, Süd-Florida, Arkansas (wo sie nach Sargent selten sein soll), Texas.

†† Die radialen Züge kleiner Gefässe sind breit und sind sowohl getrennt als auch vereint im Herbstholz anzutreffen. Ersteres findet namentlich im Kernholz, letzteres im Splint statt. Die Holzspitzzellen kommen in grösseren Gruppen zwischen den radialen Zügen vor.

1) Sargent'sche Holzsammlung No. 226.

2) Die englischen Namen der einzelnen Eichenarten gebe ich nach Sargent, wie er sie in seinem „Catalogue of the forest trees of North-America“ gebraucht hat.

3) Nach Mittheilungen in einem Briefe an Professor Caspary.

4) Histoire des chênes No. 3.

5) Ch. Sargent: „A catalogue of the forest trees of North-America“ p. 49. (Die geographische Verbreitung der nordamerikanischen Eichen gebe ich nach den Angaben dieses Autors.)



2. *Quercus alba* L.<sup>1)</sup>White oak. Syn.: *Q. palustris* Marsh.*Q. pinnatifida* Walt.

Die grossen Gefässe<sup>2)</sup> setzen etwa 2 mm breite concentrische Ringe zusammen. Die radialen Gruppen der kleinen Gefässe<sup>3)</sup> sind meist 0,25—0,5 mm breit und heben sich durch hellere Färbung von den gelbbraunen Holzspitzzellen deutlich ab. Die Holzstumpfzellen sind in schmalen tangentialen<sup>4)</sup> Reihen angeordnet. Die Zahl der letzteren hängt von der Breite des Jahresringes ab. In schmalen Jahresringen waren etwa 3, in breiten sogar 20 tangentielle Reihen dieser Zellen zu zählen. — Die 0,5—0,7 mm breiten Markstrahlen<sup>5)</sup> stehen horizontal 2—5 mm ab und sind auf dem Querschnitt heller als die Grundmasse des Holzes. Auf 15 qmm des Tangentialschnitts kommen wie bei *Q. lyrata* nur 6 Markstrahlen, die 15—35 mm hoch sind. Der Radialschnitt zeigt hellbraune oder röthliche Spiegel und feine, ziemlich regelmässige Längsstreifen, die von den tangential angeordneten Stumpfzellen herrühren. Die Jahresringe erscheinen zwischen je zwei breiten Markstrahlen nach der Mitte des Stammes eingesenkt. Der Splint ist hellröthlich, das Kernholz rothbraun. Die Holzspitzzellen sind wie bei den meisten Eichen 1,51 mm lang und 0,017 mm breit, ihre Wände 0,0087 mm dick.<sup>6)</sup>

Technischer Werth: Nach den übereinstimmenden Aussagen amerikanischer Botaniker soll das Holz dieser Eiche sehr geschätzt sein. Es findet Verwendung zum Schiffsbau, zu Küferwaaren, Möbel- und Wagengeräthschaften, Pfählen u. s. w. —

Dieser stattliche Baum soll 6—8' im Durchmesser haben<sup>7)</sup> und findet sich in Neu-Schottland, Neu-Braunschweig, Canada, Florida und Texas.

1) Sargent'sche Holzsammlung 207. Querschnitt auf Fig. 27.

2) Fig. 27 G.

3) Fig. 27 g.

4) Fig. 27 st.

5) Fig. 27 MM'.

6) Die Zellen der meisten Eichen weichen in ihren Dimensionen so wenig ab, dass ich davon absehen werde, sie näher anzugeben. Ich verweise auf den allgemeinen Theil dieser Arbeit.

7) Sargent: l. c. p. 45.

3. *Quercus Durandii* Buck.

„Post oak“.

Der anatomische Bau weicht in nichts von voriger Art ab. Nur sind die breiten Markstrahlen etwas weniger weit horizontal abstehend. Es kommen auf 15 qmm des Tangentialschnitts 8—10 breite Markstrahlen mit einer Höhe von 16—30 mm. — Der Radialschnitt zeigt breite weisslichgraue oder bräunlichgelbe Spiegel. Das Kernholz ist gelbbraun, der Splint gelblichweiss. —

Nach Dr. Engelmann<sup>1)</sup> soll das Holz zu Pfosten gebraucht werden, weil es der Fäulniss widersteht.

Vorkommen: Selten; soll nach Dr. Engelmann in Texas zu finden sein.

4. *Quercus stellata* Wang.<sup>2)</sup>„Post oak“. Syn.: *Q. obtusiloba* Mich.*Q. Durandii*?

Die concentrischen Kreise weiter Gefässe bestehen aus 2 Lagen in radialer Richtung. Der radiale Durchmesser der grossen Gefässe beträgt 0,45 mm, ist also bedeutend. In allen Gefässen liessen sich schon mit blossen Auge Thyllen entdecken. Die tangentialen Reihen der Stumpfcellen sind deutlich sichtbar und waren in den schmalen Jahresringen in nur geringer Anzahl (4—5) vorhanden. Die grossen Markstrahlen sind horizontal 1—3 mm abstehend, meist gelblich-braun gefärbt. Der Tangentialschnitt zeigt auf 15 qmm 12 breite Markstrahlen, die dieselbe horizontale Ausdehnung wie bei *Q. alba* besitzen, doch beträgt ihre Höhe nur 15—20 mm. Der Spiegel ist dunkelbraungelb, der Splint braunroth und das Kernholz zeigt ein ins Gelbliche spielendes Braun. Auch bei dieser Eiche sind die Jahresringe zwischen je zwei breiten Markstrahlen eingesenkt.

Technischer Werth: Nach Engelmann<sup>3)</sup> soll das Holz zu Pfosten, nach Loudon sogar zum Schiffsbau Verwendung finden.

Vorkommen: Dieser 50' hohe Baum liebt sandigen Boden in der Nähe der See und findet sich im südlichen Florida, Missouri, Nebraska, Arkansas, Texas.

1) Briefliche Mittheilung an Prof. Caspary.

2) Sargent'sche Holzsammlung Nr. 235.

3) Briefliche Mittheilung an Prof. Caspary.

5. *Quercus macrocarpa* Mchx.<sup>1)</sup>

„Burr oak, Mossy cup white oak, Over cup oak“. Syn: *Q. olivaeformis* Mchx.

Grosse Gefässe wie bei voriger. Die hellen Gruppen kleiner Gefässe zeigen in den einzelnen Jahresringen eine zum Radius schiefe Anordnung und sind auf dem Querschnitt baumartig vertheilt. Die Stumpfpzellen stehen in breiten undeutlichen tangentialen Streifen zu 13 in 2 mm breiten Jahresringen. Die breiten Markstrahlen sind horizontal 3—4 mm abstehend. Ihre Farbe ist auf dem Querschnitt im Kernholz dunkelbraun. Auf 15 qmm des Tangentialschnitts kommen 7—15 grosse Markstrahlen, deren Höhe und Breite von voriger Art wenig verschieden ist. Der Splint ist gelblichbraun, das Kernholz dunkelbraun und schwer zu schneiden. Die Jahresringe sind zwischen den grossen Markstrahlen concav.

Technischer Werth: Nach Sargent<sup>2)</sup> soll das Holz muthmasslich ein gutes Brennmaterial liefern, nach Pursh<sup>3)</sup> soll es ausgezeichnet sein.

Vorkommen: In Canada, Vermont, Pennsylvanien, Wisconsin, Nebraska, Kansas. *Q. macrocarpa* ist ein 60—80' hoher Baum von 4—8' im Durchmesser.

6. *Quercus Wislizeni* Alph. DeC.<sup>4)</sup>

Syn: *Q. Morehus* Kell.

Die Jahresringe sind durch 2—3 Lagen 0,30 mm weiter, zu concentrischen Kreisen geordneter, grosser Gefässe deutlich markirt. Die radialen Züge kleiner Gefässe verlaufen im Splint mit parallelen Rändern, sind nicht selten 0,75 mm breit und von heller Farbe. Zwischen den 2—2,5 mm entfernten breiten Markstrahlen befinden sich 1—2 radiale Reihen kleiner Gefässe, die tangential nur selten zur Vereinigung kommen. Die hellen tangentialen Reihen der Stumpfpzellen heben sich deutlich von der dunkleren Umgebung ab. In 3 mm breiten Jahresringen waren ihrer 10—12 zu zählen. Auf

1) Sargent'sche Holzsammlung No. 227.

2) „A catalogue etc.“ p. 49.

3) Loudon „Arboretum et fruticetum britannicum“ p. 1872.

4) Sargent'sche Holzsammlung No. 239. Eine immergrüne Eiche der Abtheilung *Melanobalanus* Eng.



15 qmm des Tangentialschnitts kommen 25—30 breite Markstrahlen, deren Höhe 10—20 mm beträgt. — Der Radialschnitt zeigt deutliche gelbliche und gelbbraune Spiegel. Die Längsstreifung ist deutlich und regelmässig. Der Splint ist gelblich, das Kernholz hart und dunkelbraun.

Nach Engelmann<sup>1)</sup> soll das Holz dieser Eiche zäh und dauerhaft sein.

Vorkommen: In den Thälern und auf den niedrigeren Gebirgen Californiens. Es soll ein mächtiger Baum von 60' Höhe und 10—18' Umfang sein.<sup>2)</sup>

#### 7. *Quercus Prinus* L.<sup>3)</sup>

„Chestnut oak“. Syn.: *Q. Prinus* v. *monticola* Mchx.  
*Q. montana* Willd.

Die grossen Gefässe zu vierschichtigen breiten Ringen vereint. Die radialen Gruppen kleiner Gefässe sind im Kernholz radial meist getrennt, im Splint nicht selten vereint. Die Stumpfsellen bilden bestimmt begrenzte, schmale tangentiale Reihen im Herbstholz. Im Frühlingsholz sind sie mehr oder weniger zerstreut anzutreffen. Die 0,5—0,75 mm breiten Markstrahlen zeigen den Abstand von 3—5 mm in horizontaler Richtung. Auf 15 qmm des Tangentialschnitts konnte ich 10—12 breite Markstrahlen finden, deren Höhe nur 10—15 mm war. — Der Splint erscheint gelblichroth und ist leicht zu schneiden. Das Kernholz ist gelb- bis rothbraun. — Der Radialschnitt zeigt gelblichrothe Spiegel und deutliche Längsstreifung.

Der technische Werth soll unbedeutend sein, weil das Holz zu porös ist. Es wird nur zur Herstellung von Trockengefässen und Wagen gebraucht. Engelmann<sup>4)</sup> hält es für ebenso vortrefflich wie das Holz von *Q. bicolor* Willd.

Vorkommen: In Vermont, bei New-York, im Süden der Alleghany-Gebirge; in Kentucky und Tennessee spärlich. Ein Baum von mittlerer Grösse.

1) Sereno Watson: „Botany of California“, vol. II, p. 99.

2) Sargent l. c. p. 52.

3) Sargent'sche Sammlung No. 514, und aus dem botanischen Garten von St. Petersburg.

4) Briefl. Mitth. an Prof. Caspary.

8. *Quercus Garryana* Dougl.<sup>1)</sup>Syn.: *Q. Neesi* Liebm.

Ringe grosser Gefässe von 2—3 Schichten zusammengesetzt. Die Stumpfzellen stehen in breiteren und kürzeren tangentialen Reihen. Die grossen Markstrahlen erscheinen auf dem Stammquerschnitt hellgelblich und im Herbstheil der Jahresringe röthlich, wegen grossen Gehalts an Gerbstoff. Eine ähnliche Erscheinung kann man an den breiten Markstrahlen von *Q. Cerris* und *austriaca* wahrnehmen. Der horizontale Abstand der breiten Markstrahlen beträgt 3—4 mm und auf 15 qmm des tangentialen Schnitts kommen 9 Strahlen, deren Höhe 25—30, deren Breite 0,75 mm ist. Die Spiegel sind gelblichbraun, der Splint gelblichgrau und das Kernholz dunkelbraun oder hellrothbraun. Das Holz ist leicht zu schneiden und bricht leicht. Die Holzspitzzellen sind im Mittel 1,30 mm lang und 0,0205 mm breit. Nicht selten fand ich sie in 0,28 mm lange Zellen getheilt, deren Querwände äusserst zart waren.

Nach Sargent<sup>2)</sup> und Engelmann<sup>3)</sup> soll das Holz dieser Weissseiche weniger brauchbar sein.

Vorkommen: Britisch-Columbia, südlich von der Franciscobai. Soll von den amerikanischen Eichen am weitesten nach Norden vordringen.

9. *Quercus bicolor* var. *Michauxii* Eng.<sup>4)</sup>Syn.: *Q. Prinus palustris* Mchx.*Q. Michauxii* Nutt.

Die grossen Gefässe sind reich an Thyllen und bilden 2—3schichtige concentrische Ringe. Die breiten Reihen kleiner Gefässe sind in den dünnen Jahresringen schief zum Radius angeordnet. Die Stumpfzellen bilden scharf begrenzte schmale tangentiale Reihen, die in 1 mm breiten Jahresringen zu 12 stehen. Auf 15 qmm des tangentialen Schnitts kommen 7 breite Markstrahlen mit einer Höhe von 10—35 mm und der Breite von 0,5 mm. Der Radialschnitt

---

1) Sargent'sche Sammlung No. 219.

2) l. c. p. 48.

3) Briefl. Mittheilung.

4) Sargent'sche Sammlung No. 209.

zeigt eine deutliche Längsstreifung und gelblichbraune Spiegel. Der Splint ist auf dem Querschnitt gelblichroth, das Kernholz braunroth. Das Holz ist weniger compact und leichter, die radialen Züge kleiner Gefässe breiter als bei der eigentlichen *Quercus bicolor* Willd.

Nach Engelmann's Mittheilung an Professor Caspary soll das Holz vortrefflich sein, wird zur Verfertigung von Wagen und Körben benutzt.

Vorkommen: In Delaware, Illinois und im nördlichen Florida. —

β) Die radialen Züge enger, kleiner Gefässe sind bedeutend schmaler als in Stämmen voriger Gruppe und erscheinen auf Stammquerschnitten in baumartiger Anordnung. Sehr oft erstrecken sich von der radialen Reihe, von der Mitte des Jahresringes an, zwei neue Züge, die zur Peripherie des Herbstholzes getrennt verlaufen. Eine tangentielle Vereinigung kommt selten vor. In dem dichten, sehr harten Holz der *Quercus undulata* Torr. var. *grisea* Liebm. sind die kleinen Gefässe in schmale radiale bogige Reihen angeordnet, die zuweilen in der Mitte des Jahresringes verschmelzen, sich bald wieder trennen und nun wiederum auf eine kurze Strecke vereint anzutreffen sind. Dadurch erhält der Querschnitt ein buntes Aussehen.

#### 10. *Quercus bicolor* Willd.<sup>1)</sup>

Swamp white oak. Syn.: *Q. Prinus* var. *tomentosa* Mchx.  
= *Q. Prinus* var. *discolor* Mchx.

Die Ringe grosser Gefässe 2—3schichtig. Die Stumpfzellen lassen breite, weniger deutliche tangentielle Streifung bemerken. In 4 mm breiten Jahresringen befinden sich 7—10 tangentielle Stumpfzellenreihen. Die 0,25—0,5 mm breiten und 15—30 mm hohen Markstrahlen stehen horizontal 5—10 mm ab. Auf 15 qmm des Tangentialschnitts kommen 8 Markstrahlen. Die Spiegel sind gelbbraun, die Streifung des Radialschnittes undeutlich. Der Splint ist weiss, das Kernholz auf dem Querschnitt braun.

Das Holz soll nach Aussagen von Engelmann, Sargent und London an Güte dem von *Q. alba* nicht nachstehen.

1) Sargent'sche Sammlung No. 209.  
Jahrb. f. wiss. Botanik. XV.



Vorkommen: Diese ausserordentlich grosse Eiche soll 30' im Umfang erreichen und findet sich an Flussufern und Sümpfen Canadas, in den nördlichen Distrikten der Vereinigten Staaten, längs dem Alleghany-Gebirge, Georgia, Arkansas, Nebraska.

#### 11. *Quercus sessiliflora* Sm.<sup>1)</sup>

Trauben- oder Wintereiche. Syn.: *Q. Robur* var. *b. L.*

Die grossen Gefässe bilden breite etwa dreischichtige concentrische Kreise im Frühlingsholz. Die grossen Markstrahlen sind von gleicher Breite wie in dem Holze der vorigen Art. Ihr horizontaler Abstand scheint über 5 mm zu betragen. Wiesner<sup>2)</sup> giebt an, dass sie breiter und weiter von einander entfernt sind als bei *Q. pedunculata*. Die Stumpfpzellen stehen in schmäleren und breiteren tangentialen Reihen.

Das helle Holz dieser Eiche soll den Einwirkungen des Wassers weniger gut widerstehen.<sup>3)</sup>

Vorkommen: In Süd- und Mittel-Europa, findet sich auch in einigen Theilen unserer Provinz und einige Varietäten fehlen auch in Asien nicht.<sup>4)</sup>

#### 12. *Quercus iberica* Stev.<sup>5)</sup>

Syn.: *Q. sessiliflora* var. *q. iberica* (Stev.) DeC.

Der Durchmesser des von mir untersuchten Stammes war 3,8 cm gross. Grosse Gefässe wie bei voriger, doch stehen die kleinen Gefässe in radialen geschlängelten Reihen. Die Stumpfpzellen lassen weniger deutliche, breite, tangentiale Streifen erkennen. Die breiten Markstrahlen stehen horizontal 2–3 mm ab, sind 0,25–0,5 mm

1) Nach vorzüglichen Schnitten, die mir Professor Caspary gütigst zur Untersuchung übergab. Ich konnte grössere Stammstücke dieser Eiche nicht erlangen.

2) Rohstoffe p. 605.

3) Th. Hartig: „Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands“. Loudon: l. c. p. 1786 u. 1788.

4) Alph. DeCandolle: Prodomus pars XVI, sectio posterior, Fasc. II, p. 6–11.

5) ex horto berol.

breit und 10—30 mm hoch. Auf 15 qmm des tangentialen Schnitts kommen 9 breite Markstrahlen.

Nach Alph. DeCandolle besitzt diese Eiche eine grosse Verbreitung. Er giebt sie an für die Strecke von Transkaukasien bis Frankreich.<sup>1)</sup>

### 13. *Quercus grosseserrata* Bl.<sup>2)</sup>.

„Midsu nara“. *β. crispula* Miq. Ann. mus Lugd. bat. p. 104.

Die concentrischen Kreise grosser Gefässe nur von 1—2 Lagen gebildet. Die radialen Reihen kleiner Gefässe sind tangential ca. 1 mm weit abstehend und wenig getheilt. Die Stumpfpzellen bilden 4—5 tangentiale schmale Reihen. Die breiten tiefbraunen Markstrahlen besitzen nahezu dieselbe Vertheilung und Breite wie bei der vorigen Art. Der Splint ist gelblichbraun, das Kernholz tief braunroth. Die Holzspitzzellen sind 0,90 mm lang und 0,020 mm im Mittel breit, besitzen zuweilen senkrechte Spaltporen und zeigen Zweispitzigkeit.

Vorkommen: In Japan.<sup>3)</sup>

### 14. *Quercus castaneifolia* C. A. Mey.<sup>4)</sup>

Die concentrischen Kreise grosser Gefässe zeigen 1—2 Lagen. Die radialen Reihen kleiner Gefässe zeigen in der Mitte der Jahresringe eine Zweitheilung. Die Reihen der Stumpfpzellen lassen eine tangentiale Anordnung erkennen, sind aber undeutlich. Hier wie in voriger Art erscheinen sie auf dem Querschnitt unter dem Mikroskop in kurzen, zuweilen geschlängelten oder isolirten, auch netzmaschigen tangentialen Binden. Stets werden sie von Holzspitzzellen und Markstrahlen, sowie durch die radialen Züge kleiner Gefässe getrennt.

1) Alph. DeCandolle: Prodrum. pars XVI, sectio post. Fasc. II, p. 10 u. 11.

2) ex museo petrop.

3) Ich konnte nur ein schadhaftes Stammstück dieser von Maximowicz auf Jeso bei Hakodate gesammelten Eiche untersuchen. Ex museo petrop.

4) ex hort. berol.

Auf 15 qmm d. T.<sup>1)</sup> kommen 8—10 grosse Markstrahlen, deren Höhe 10—15 mm, die Breite 0,25—0,5 mm und deren horizontaler Abstand nur 2 mm beträgt. Der Splint ist hellgelb, das Kernholz grau bis braunroth. — Die grossen Gefässe enthalten zuweilen isodiametrische Thyllen. In engeren Gefässen waren fast cylindrische Thyllen zu bemerken.<sup>2)</sup> Auch hier waren die 0,60 mm langen Spitzzellen nicht selten gabelig getheilt. Das Holz ist hart und zähe.

Vorkommen: Ein mittelgrosser Baum der südlichen Vorberge des Kaukasus. Nach Kotschy<sup>3)</sup> wurde diese Eichenart 1861 von Cossa in Kabylien und von Odon Debeaux auch bei Pei-ho im östlichen China gefunden. Das untersuchte Stammstück erhielt die Sammlung des königsberger botan. Gartens aus dem berliner Königl. botan. Garten.

#### 15. *Quercus pedunculata* Ehrh.

Stiel- oder Sommerliche. Syn.: *Q. Robur* L. sp. pl.

Die concentrischen Kreise grosser Gefässe sind aus 2—3 Schichten zusammengesetzt. Die radialen Züge kleiner Gefässe sind sehr schmal. Sie theilen sich in der Mitte des Jahresringes und gewähren dann in der Aufsicht des Querschnitts das Bild eines Y. Seltener kommen einfache radiale Reihen vor. — Die Stumpfczellen stehen in lockeren, längeren und kürzeren tangentialen Reihen. Die breiten Markstrahlen stehen 2—4 mm ab, sind im Splint etwas gelblich, im Kernholz bräunlich gefärbt. Der tangentielle Schnitt zeigt auf 15 qmm 10—20 und mehr Markstrahlen, deren Höhe 5—25 mm, die Breite 0,25—0,75 mm betragen kann. Im Kernholz bemerkt man grosse gelbbraune Spiegel. Die Längsstreifung ist auf dem radialen Schnitt kaum zu bemerken. Das Auftreten der Stumpfczellen mit seitlichen Fortsätzen habe ich bereits im allgemeinen Theil erwähnt und will darauf nicht mehr zurückkommen.

Nach Th. Hartig soll das Holz etwas dunkler und dauerhafter sein als das der *Q. sessiflora*. Es wird zu den mannigfachsten Ge-

1) Ich werde diese Bezeichnung für den tangentialen Schnitt von jetzt ab immer gebrauchen.

2) In macerirtem Material.

3) Kotschy: Die Eichen Europas und des Orients, No. 49.



räthschaften verarbeitet und eignet sich zum Schiffsbau mehr als die soeben erwähnte Art. Das Holz erhält sich im Wasser sehr gut und wird hierin fast noch dauerhafter.<sup>1)</sup>

Vorkommen: In ganz Europa; bildet nach Kotschy<sup>2)</sup> noch bei Archangel Bestände und ist auch in unserer Provinz die häufigste Eichenart.

#### 16. *Quercus Thomasii* Ten.<sup>3)</sup>

Syn.: *Q. Robur* var. *Thomasii* Alph. DeC.

*Q. brutia* Ten.

*Q. pedunculata macrocarpa* Bess.

*Q. Haas* Kotschy (nach Koch).

Der untersuchte Stamm hatte einen Durchmesser von 3,7 cm, gehörte also einem jungen Exemplar an. Die grossen Gefässe stehen tangential weit ab, liessen jedoch eine Anordnung zu concentrischen Kreisen im Frühlingsholz erkennen. Die kleinen Gefässe gewährten auf dem Querschnitt in ihrer radialen Anordnung ein baumartiges Aussehen und die bereits erwähnte Y-Form. Die Stumpfpzellen waren theils in breiten und theils in schmalen compacten tangentialen Reihen zu bemerken. Die breiten Markstrahlen sind horizontal 2–3 mm entfernt, 2–5 mm hoch und 0,25 mm breit. Auf 15 qmm d. T. fand ich deren 24. Das Holz ist rothbraun und dicht, da in ihm die weitlichtigen Zellen und Gefässe weniger häufig als die dickwandigen Holzspitzzellen sind.

1) Von Professor Caspary erhielt ich ein von gerbsaurem Eisen geschwärztes Stammstück einer Eiche, die in einem für römischen Ursprungs gehaltenen, 1856 aufgefundenen, unterirdischen Bau von Frechem bei Köln gefunden worden war. Ich fertigte Schnitte an, die durch concentrirte Salpetersäure sich völlig klären liessen und erkannte nun in denselben den anatomischen Bau der beschriebenen *Q. pedunculata* wieder. Die grossen Gefässe bilden concentrische Kreise von wenigen Lagen. Die radialen Gefässzüge sind schmal und gewähren ein Y-artiges Bild; zuweilen waren sie in einfachen radialen Reihen angeordnet. Die Vertheilung und Anordnung der Stumpfpzellen und Markstrahlen fand ich genau so wie bei *Q. pedunculata*, so dass ich nicht umhin kann, das fragliche Holz als dieser Art zugehörig zu betrachten. Abgesehen von anatomischen Merkmalen würde schon die Dauerhaftigkeit des Holzes einen Fingerzeig geben, welcher Art es angehört.

2) l. c. No. 27.

3) ex hort. berol.

Vorkommen: In Süd-Frankreich und Unter-Italien, am Bosphorus und in Taurien.<sup>1)</sup>

17. *Quercus undulata* var. *grisea* Eng.<sup>2)</sup>

„Rocky mountain scrub oak“. Syn.: *Q. grisea* Liebm.

Die grossen Gefässe sind wie bei voriger Art angeordnet. Die radialen Züge kleiner Gefässe zeigen auf dem Querschnitt einen geschlängelten Verlauf, verschmelzen hin und wieder auf kurze Strecken mitten im Jahresringe und trennen sich wieder. Im sehr festen und harten Kernholz sind sie fast bis zum Verschwinden schmal. Die tangentialen Reihen der Stumpfzellen sind undeutlich durch Dazwischentreten vieler Holzspitzzellen. Letztere besitzen bei einer Länge von 1 mm ein sehr enges, in vielen Fällen unmessbares Lumen und ihre Wände sind 0,009—0,01 mm dick. Der tangentiale Durchmesser der grossen Gefässe ist 0,012—0,23 mm gross, während der radiale nur 0,16 mm beträgt. Die 0,5—0,75 mm breiten Markstrahlen fand ich 5 mm hoch und tangential 2—3 mm abstehend. Auf 15 qmm d. T. kommen 30—40 breite Markstrahlen, deren Farbe im Kernholz graugelb, im Splint fast rein weiss ist. Ersteres ist tief gelbbraun, letzterer grauröthlich. Der radiale Schnitt zeigt grosse gelbbraune Spiegel; eine regelmässige Längsstreifung konnte ich auf ihm nicht wahrnehmen.

Vorkommen: Diese Eiche ist strauchartig und soll an den östlichen Schluchten der Rocky-Mountains in vielen Formen anzutreffen sein. Ausserdem wird sie für Neu-Mexiko, Texas, Utah und Californien angegeben (Sargent: „A Catalogue“ p. 52).

18. *Quercus mongolica* Fisch.<sup>3)</sup>

Syn.: *Q. Robur* Pall.

Die grossen Gefässe sind in den concentrischen Kreisen in 2 Lagen anzutreffen. Die radialen Reihen kleiner Gefässe stehen ca. 1 mm ab. Die Stumpfzellen setzen lockere tangentiale Reihen

1) DeCandolle: Prodrum, Fasc. II. p. 5.

2) Sargent'sche Sammlung No. 237 v. G.

3) ex museo petrop.

**zusammen.** Die 0,5—0,75 mm breiten Markstrahlen sind 4—10 mm hoch und horizontal 3 mm absteigend. Auf 15 qmm d. T. kommen etwa 13 breite Markstrahlen. Die Radialschnitte lassen zwar breite Spiegel, aber keine deutliche Längsstreifen erkennen. Das braungelbe Holz ist schwer und hart wie bei voriger Art.

**Vorkommen:** Nach Alph. DeCandolle<sup>1)</sup> findet sich dieser niedrige Baum<sup>2)</sup> in Dahurien an den Flüssen Argun und Amur, ferner in der Mandschurei an der Talicwhan-Bai.

#### 19. *Quercus macranthera* Fisch. et Mey.<sup>3)</sup>

Syn.: *Q. pubescens* Szovits.

Grosse Gefässe wie bei *Q. castaneifolia*. Die radialen Reihen kleiner Gefässe sind schmal, schlängelnd und etwas schief zum Verlauf der Markstrahlen angeordnet. Die Stumpfcellen bilden schmale radial regelmässig absteigende tangentiale Reihen. Daher ist auch der radiale Schnitt deutlich längsstreifig. Im Frühlingsholz der Jahresringe sind die tangentialen Reihen der Stumpfcellen locker und daher mit blossen Auge weniger deutlich bemerkbar. Die Markstrahlen sind 0,5 mm breit, 5—25 mm hoch und auf 15 qmm d. T. etwa 18 anzutreffen. Das Holz ist zähe und ziemlich fest. Der untersuchte Stamm mass 3,5 cm im Durchmesser und war nur von hellgelbem Splint gebildet. Auch die Markstrahlen waren auf dem Querschnitt hellgelb.

**Vorkommen:** In den Wäldern des kaukasischen Georgiens.<sup>4)</sup>

#### 20. *Quercus heterophylla* Mchx.<sup>5)</sup>

„Bartram oak“. Syn.: *Q. aquatica* var. *heterophylla* Alph. DeC.

*Q. Phellos* + *coccinea* Eng.

*Q. Phellos* + *tinctoria*? A. Gray.

*Q. aquatica* Mehan.

Jahresringe durch eine Lage grosser Gefässe begrenzt, deren tangentialer Durchmesser 0,26 mm und der radiale 0,20 mm gross

1) Prodromus system. nat., Fasc. II.

2) Loudon: l. c. p. 1932.

3) ex hort. berol.

4) Alph. DeCandolle: Prodrom. system. nat., Fasc. II, p. 13.

5) ex museo petrop.



ist. Die Jahresringe sind schmal, die radialen Reihen kleiner Gefässe schief zum Verlauf der Markstrahlen angeordnet. Die Stumpzellen stehen in schmalen tangentialen Reihen, die verschiedene Länge zeigen. In 1 mm breiten Jahresringen konnte ich 3-Reihen vorfinden. Die 0,5—0,75 mm breiten Markstrahlen sind 5—11 mm hoch und zu 12 auf 15 qmm d. T. anzutreffen. In dem Holz dieser Eiche fand ich die schmalsten Holzspitzzellen. Dieselben waren nur 0,008—0,013 mm breit bei der gewöhnlichen Länge von 1,3 mm. Nicht zu selten waren sie zweispitzig anzutreffen. — Der Kernholz ist braunroth und sehr hart, der Splint ist hellröthlich und einem gelblichen Anflug.

Vorkommen: Das erste Exemplar wurde 1750 von Michaux in Pennsylvanien an der Küste Shuylkill in der Nähe von Philadelphia auf dem Felde eines gewissen Bartram gefunden, aber erst zwischen 1810 und 1813 von Michaux beschrieben. Diese Eiche wird von einigen amerikanischen Botanikern für einen Bastard gehalten. — Sie soll sich nach Sargent in Delaware, Nord-Carolina und im östlichen Texas vorfinden.

γ) Die grossen Gefässe setzen, im Ganzen betrachtet, im Frühlingsholz der Jahresringe concentrische Kreise zusammen, aber man kann unter ihnen bereits eine radiale Gruppierung deutlich bemerken. Meist schliesst sich eine Gruppe grosser Gefässe an die radiale Reihe kleiner Gefässe, im Herbstholz des jüngeren Jahresringes gelegen, an. Nach der verschiedenen Lage der Gefässe im Jahresring liessen sich folgende Unterschiede in der Weite an ihnen feststellen:

Im Frühlingsholz	0,30—0,35 mm weite Gef.
- mittleren Theil d. Ringes	0,15—0,20 - - -
- Herbstholz	0,04—0,06 - - -

Die Gefässe des mittleren Theils des Jahresringes sind dem blossen Auge wahrnehmbar. Die radialen Reihen engerer Gefässe sind tangential völlig isolirt durch 0,5—0,75 mm breite Schicht von Holzspitz- und Holzstumpzellen. Sie sind meist parallel dem Verlauf der Markstrahlen angeordnet und weichen nur sehr selten von dieser Richtung ab. In der Mehrzahl sind sie auf dem Querschnitt als einfache, ungetheilte schmale helle Streifen zu bemerken, die theils durch die ganze Breite des Jahresringes, theils aber auch

in dessen mittleren Zellschichten beginnend, zur Peripherie verlaufen. Diese Gruppe schliesst sich bereits eng an die folgende, doch fehlen ihren Arten noch die dünnwandigen Gefässe.

## 21. *Quercus lobata* Née.<sup>1)</sup>

Syn.: *Q. Hindsii* Benth.

*Q. Ransomi* Kellogg.

Grosse Gefässe in radial gestreckten Gruppen zu 5—9 beisammen. Die Lumina erscheinen oval oder elliptisch, da die Gefässe seitlich zusammengedrückt sind. Ihr Durchmesser in der Richtung der Tangente beträgt 0,23 mm, in der des Radius 0,35 mm. Nur hin und wieder ist im Herbstholz eine Theilung der radialen Züge kleiner Gefässe zu bemerken, doch vereinigen sich die Theilreihen an der Peripherie des Jahresringes zuweilen und umschliessen somit eine inselartige Gruppe von Holzzellen. Die Stumpfcellen lassen im Allgemeinen eine tangentiale Anordnung erkennen, doch kommen sie nur in kürzeren oder längeren tangentialen Gruppen allseitig von Holzpitzzellen umgeben vor. Auf dem Querschnitt erscheinen sie durch das Mikroskop betrachtet in ihrer Anordnung maschig und vereinzelt. Auf dem Radialschnitt lässt sich keine Längsstreifung in regelmässigen Abständen wahrnehmen. Die Markstrahlen sind 0,5—0,75 mm breit und 10—30 mm hoch. Auf 15 qmm d. T. kommen etwa 9 breite Markstrahlen. Hieran ist das Holz dieser Eichenart von den ähnlichen Stämmen der *Q. Prinus* und *Phellos* zu unterscheiden. Erstere Art besitzt niedrigere und schmalere, letztere jedoch dichter stehende Markstrahlen. Es ist ausserdem mikroskopisch durch die Beschaffenheit der Gefässwände verschieden. — Bei *Q. Prinus* sind die Jahresringe zwischen je 2 breiten Markstrahlen concav, bei *Q. lobata* convex hervorgetrieben. Das Kernholz ist braungelb mit einem Anflug von roth. Der Splint ist gelblichroth bis bräunlich.

Nach Engelmann soll das Holz brüchig sein. Es spaltet leicht durch die radialen Reihen der Gefässe und durch die breiten Markstrahlen. Die Jahresringe sind fast 1 cm breit.

<sup>1)</sup> Sargent'sche Sammlung No. 225.

Vorkommen: In Californien. *Q. lobata* soll bis 100' hoch werden und ihr Stamm 15—20' im Umfang messen.<sup>1)</sup>

## 22. *Quercus glandulifera* Bl.<sup>2)</sup>

Die grossen Gefässe stehen in Gruppen zu 2—4 im Frühlingsholz, wo sie im Stamme concentrische Kreise zusammensetzen. Die radialen Reihen der engeren Gefässe sind schmal und theilen sich öfter als bei voriger Art. Die tangentialen Reihen der Stumpfsellen sind schmal und dicht, lassen sich daher leicht mit blossen Auge erkennen. Es sind ihrer etwa 10 in 4 mm breiten Jahresringen vorhanden. Der Radialschnitt zeigt eine regelmässige, deutlich ausgeprägte Längsstreifung. Die Reihen der Holzstumpfsellen sind im dichteren Herbstholz schmäler als im lockeren Frühlingsholz, doch das ist eine gewöhnliche Erscheinung. In ihnen war sehr viel Stärke zu finden, die auch den Markstrahlzellen nicht fehlte. Die 0,25—0,40 mm breiten Markstrahlen sind nur 5 mm hoch und haben einen horizontalen Abstand von nahezu 5 mm. Sie sind auf 15 qmm d. T. zu 7 vertheilt. Das Holz von *Q. glandulifera* gleicht dem der *Q. aquatica* und *Catesbaei*, unterscheidet sich aber durch die Vertheilung und Grösse der breiten Markstrahlen. —

Das Holz ist auf dem Querschnitt durchweg chocoladefarben (braunroth) wie das Holz der meisten anderen japanesischen Eichen.

Vorkommen: In Japan.<sup>3)</sup>

II. Die Wände der engen kleinen und zum Theil auch die der grossen Gefässe sind 0,0060—0,0080 mm breit. Ihre Lumina sind auf dem Querschnitt vollkommen rund oder elliptisch. Die grossen Gefässe in schmäleren und breiteren concentrischen Kreisen zeigen mehr oder weniger radiale Gruppierung.

α) Die concentrischen Kreise grosser Gefässe lassen eine radiale Gruppierung nur undeutlich erkennen. Die kleinen, engen Gefässe stehen in schmalen hellen schlängelnden Reihen und Gruppen in der Richtung des Radius angeordnet.

1) Sargent: l. c. p. 49.

2) ex museo petrop.

3) Der untersuchte Stamm aus dem petersburger Museum wurde von Maximowicz bei Hakodate gefunden.



23. *Quercus rubra* L.<sup>1)</sup>

„Red oak“.

Die grossen Gefässe sind in den concentrischen Kreisen meist in 3 Schichten zu bemerken. Einige sind in radialer Anordnung bis fast zur Mitte des Jahresringes angeordnet. Ihr tangentialer Durchmesser ist kürzer als der radiale (0,25 : 0,30 mm). Die breiten Markstrahlen besitzen nur geringe horizontale Abstände von 2—3 mm. Ihre Breite ist sehr gering, etwa 0,25—0,40 mm, und auch die Höhe übersteigt nicht 10 mm, so dass auf 15 qmm d. T. 15—20 Markstrahlen kommen. — Die tangentialen Reihen der Stumpfzellen sind schmal, aber weniger deutlich als auf den Querschnitten der folgenden Art. Auf 4 mm breite Jahresringe kommen etwa 15 Stumpfzellenreihen. Der radiale Schnitt ist nicht sehr deutlich längsstreifig. Der Spiegel ist gelbbraun, nicht breit. Das Kernholz ist hellroth mit bräunlichem Anflug. Der Splint ist gelblich-weiss mit einer Beimischung von roth.

Technischer Werth: Das Holz soll nach Sargent nach den Standorten des Baumes seine Dichte ändern und damit auch seine Brauchbarkeit. Genannter Autor bemerkt auf Seite 51 seines Catalogs: „Wood varying remarkably in different localities; at the east reddish, porous, light, not durable, principally employed in cooperage; in Northern Wisconsin and Minnesota heavier, durable, compact, and quite generally used in construction“.

Diese Aussage wird auch durch eine Mittheilung Engelmann's an Professor Caspary zum Theil bestätigt.

Vorkommen: In allen grösseren Wäldungen Nord-Amerikas und dringt wie *Q. Garryana* am weitesten nach Norden vor.

24. *Quercus tinctoria* Bartr.<sup>2)</sup>„Black oak“. „Yellow barked oak“. Syn.: *Q. nigra* Marsh.*Q. velutina* Lam.*Q. coccinea* v. *tinctoria* Gray.

Grosse Gefässe wie bei voriger Art angeordnet, nur ist bei ihnen der radiale Durchmesser etwas kleiner als der tangentiale

<sup>1)</sup> Hierher gehört auch die *Q. rubra* var. *texana* Buckl., deren breite Markstrahlen nur 5 mm hoch sind. Sargent'sche Sammlung Nr. 234.

<sup>2)</sup> Sargent'sche Sammlung No. 236.

(r 0,30 : t 0,39). Die schmalen hellen radialen Reihen kleiner Gefässe sind zuweilen nicht durch die ganze Breite des Jahresringes angeordnet. Die Stumpfzellen stehen in schmalen dichten Reihen, welche parallel der Anordnung grosser Gefässe zu concentrischen Kreisen sich vereinen. Ihre regelmässige Anordnung verursacht die deutlichen Längsstreifen des Radialschnitts. Die 0,5–1 mm breiten grossen Markstrahlen stehen horizontal 1,5–2 mm ab, sind 7–10 mm hoch und auf 15 qmm d. T. zu 15–18 vertheilt. Das Holz ist hart und zeigt breite rothbraune Spiegel. Das Kernholz ist hellroth, der Splint grauroth.

Technischer Werth. Das Holz ist geschätzter als das der anderen amerikanischen Schwarzeichen, die ich zur -II. Gruppe stellte.<sup>1)</sup> Wagenbauer und Böttcher verarbeiten es.

Diese 80–100' hohe und 4–5' im Durchmesser haltende Eiche soll in allen amerikanischen atlantischen Forsten gemein sein.

β) Grosse Gefässe undeutlich radial gruppirt. Die kleinen Gefässe mehr oder weniger deutlich mit blossen Auge wahrnehmbar, stehen in tangential getrennten radialen Gruppen oder Zügen angeordnet.

## 25. *Quercus imbricaria* Mehx.<sup>2)</sup>

„Shingle oak“. „Laurel oak“. Syn.: *Q. latifolia* Hort.

Grosse Gefässe, reichlich Thyllen enthaltend, bilden breite 3–4schichtige Kreise. Die radialen Reihen kleiner Gefässe sind im Kernholz schmäler als im Splint. Hier erscheinen sie auf dem Querschnitt als helle Streifen mit parallelen Rändern wie bei *Q. Wislizeni*. Die einzelnen kleinen Gefässe sind mit blossen Auge noch nicht deutlich wahrnehmbar. Die Stumpfzellen stehen dicht in tangentialen Reihen und verursachen eine deutliche Streifung des Radialschnitts. Die 0,5 mm breiten Markstrahlen sind 5–10 mm hoch, auf 15 qmm d. T. zu 17 stehend. Vom Gerbstoffgehalt er-

1) Die Rinde wird wegen ihren Gehalts an Quercitrin  $C_{36}H_{38}O_{20}$  sehr geschätzt und unter dem Namen „Quercitron“ hauptsächlich von Philadelphia aus exportirt. Ausserdem besitzt die Rinde reichlich Gerbstoff.

2) ex museo petrop.

scheinen sie am Schlusse jedes Jahresringes wie bei der folgenden Art rothgefärbt. Die Spiegel sind im rothbraunen Kernholz roth, im gelblichrothen Splint hellgelb. Das Holz dient zu Brennmaterial.

Vorkommen: Ein kleiner Baum, der westlich von den Alleghany-Mountains am häufigsten angetroffen wird.

## 26. *Quercus hypoleuca* Engelm.<sup>1)</sup>

Syn.: *Q. confertifolia* Torr.

Jahresringe durch 1—2 Lagen 0,25—0,30 mm weite Gefässe deutlich begrenzt. Die kleinen Gefässe in derselben Anordnung wie bei voriger Eiche, im Mittel 0,9 mm weit. Die Stumpfczellen stehen dicht in längeren und kürzeren tangentialen Reihen, welche verschiedene Breite besitzen. Die grossen Markstrahlen haben einen tangentialen Abstand von 2—3 mm, sind 0,5—1 mm breit, 5—13 mm hoch. Ich konnte auf 15 qmm d. T. etwa 13 Strahlen vorfinden. Der Splint ist gelblichroth, das Kernholz ist dunkelroth bis braun. Die Spiegel sind wie bei voriger Art gefärbt.

Die Verwerthung des Holzes ist mir unbekannt.

Vorkommen: Eine 30' hohe Eiche, deren Stamm 1' Durchmesser haben soll. Sie wurde von Dr. Rothrock im südlichen Arizona 1874 gefunden, später wurde sie auch auf den San Francisco-Mountains entdeckt.<sup>2)</sup>

## 27. *Quercus laurifolia* Mchx.<sup>3)</sup>

„Laurel oak“. Syn.: *Q. aquatica* var. *laurifolia* Alph DeC.

*Q. Phellos* var. *laurifolia* Chap.

Die grossen Gefässe ganz wie im Holze voriger Eichenart. Die kleinen Gefässe sind 0,12 mm weit, mit blossem Auge wahrnehmbar und in derselben Anordnung wie bei *Q. hypoleuca*. Die tangentialen Reihen der Stumpfczellen sind parallel den Grenzzellen der Jahresringe angeordnet. Die Jahresringe erscheinen zwischen den Markstrahlen einwärts gebogen, concav zur Peripherie. Nach Entfernung

1) Sargent'sche Sammlung No. 221.

2) Sargent: l. c. p. 48.

3) Sargent'sche Sammlung No. 224.



der Rinde findet man das Holz an den Rändern der breiten Markstrahlen scharf aufgeworfen. Die 0,75—1 mm breiten Markstrahlen stehen horizontal 2—3 mm ab, sind 5—12 mm hoch und zu 1 auf 15 qmm d. T. vertheilt. Das röthliche Holz ist hart und fest, die Spiegel sind gross und rothbraun.

Technischer Werth: Nach Michaux sen. soll das Holz werthvoll sein und sich zum Schiffbau eignen.

Vorkommen: In den niedriger gelegenen Theilen Nord-Carolinas und im südlichen Florida. Ein grosser Baum von 60—70' Höhe.

## 28. *Quercus Kelloggii* Newb.<sup>1)</sup>

Syn.: *Q. sonomensis* Benth.

*Q. rubra* Benth.

*Q. tinctoria* var. *californica* Torr.

Die grossen Gefässe begrenzen in wenigen, höchstens 2 Schichten die Jahresringe. Die kleinen Gefässe sind 0,10 mm weit und mit blossen Auge wahrnehmbar. Ihre radialen Reihen sind schmal, werden nur von einer einzigen Reihe von Gefässen gebildet, welche tangential etwa 1 mm von einander abstehen. Die Stumpfsellen stehen wie die grossen Gefässe in concentrischen Kreisen, die durch Holzspitzzellen scharf begrenzt werden. Die radialen Schnitte zeigen Längsstreifen in regelmässigen Abständen. Die grossen Markstrahlen erreichen kaum die Breite von 0,5 mm, sind 5—15 mm hoch und es kommen von ihnen je 22 auf 15 qmm d. T. Das Kernholz ist rothgelb und erinnert an *Q. imbricaria*. Der Splint ist gelblichweiss gefärbt.

Ueber die Verwerthung des Holzes konnte ich keinen Aufschluss bekommen. Sargent<sup>2)</sup> bemerkt nur, dass diese Eichenart sowohl baum- als auch strauchartig auf den Gebirgen Californiens angetroffen wird. Die obige Beschreibung des Holzstammes bezieht sich auf ein baumartiges Exemplar. Das Stammholz strauchartiger Eichen pflegt härter zu sein, auch sind die Gefässgruppen schmaler.

1) „Dr. Newberry's name honoring the indefatigable botanical pioneer of California has a priority of seven years.“ Sereno Watson, Botany of Calif., vol. II. p. 99. — Ex museo petrop.

2) l. c. p. 49.

29. *Quercus palustris* Mchx.<sup>1)</sup>

„Pin oak“. „Swamp spanish oak“. Syn.: *Q. palustris* Du Roi, Willd.  
*Q. montana* Lodd. (1836).  
*Q. Banisteri* Lodd.

Die grossen Gefässe begrenzen in einer, seltener in 2 Schichten die schmalen, kaum 1 mm breiten Jahresringe. Die Gruppen der kleinen Gefässe sind meist schief zum Verlauf der Markstrahlen angeordnet; recht oft gehen sie nicht durch die ganze Breite des Jahresringes. Ihre Weite ist nicht beträchtlich (0,7 mm) und ihre Lumina mit blossen Auge kaum zu bemerken. Zuweilen sind die kleinen Gefässe ganz isolirt oder nur in sehr geringer Anzahl anzutreffen. Die Stumpfzellen bilden schmale, 1—2 Zellen breite Kreisringe, die mit denen der grossen Gefässe concentrisch sind. In einem Jahresring befinden sich 4—5 solcher Kreise von Stumpfzellen. Der Radialschnitt zeigt eine regelmässige Längsstreifung. Die Holzspitzzellen sind 0,015 mm im Mittel breit, doch sind ihre Wände im Verhältniss zu denselben Zellen anderer Arten dünn zu nennen (0,0041 mm). Die grossen Markstrahlen haben einen tangentialen Abstand von 2—3 mm, sind 0,25—0,5 mm breit, 7—15 mm hoch und zu 15 auf 15 qmm d. T. zu finden. Das Kernholz ist hart, tief braunroth, fast schwärzlich. Der Splint ist hellrothbraun.

Technischer Werth: Das Holz soll wenig dauerhaft sein, doch soll es nach Loudon<sup>2)</sup> zu Achsen (Wellen) für Mühlräder (axles of mill-wheels) gebraucht werden.

Vorkommen: *Q. palustris* ist ein Baum mittlerer Grösse und wächst auf Long-Island, in Connecticut, Nebraska, Kansas und Texas auf niedrigem Grunde.

1) ex hort. berol. et petrop.

2) Loudon: Arboretum et fructicetum brit., p. 1887.

30. *Quercus falcata* Mchx.<sup>1)</sup>„Spanish oak“ „Red oak“ in Georgia. Syn.: *Q. elongata* Willd.*Q. discolor* v. *foliata* Spach*Q. triloba* Mchx.*Q. falcata* v. *triloba* DeC.

Die grossen Gefässe wie bei voriger Art. nur sind sie etwas weiter (t 0,34 : r 0,34 mm<sup>2</sup>). Die radialen Reihen kleiner 0,12 bis 0,15 mm weiter Gefässe sind schmal, höchstens 2schichtig und stehen tangential 0,75—1 mm ab. Die Stumpfsellen sind theils zu concentrischen Kreisen, theils zu längeren und kürzeren tangentialen Reihen von geringer Breite angeordnet. In 2 mm breiten Jahresringen befinden sich etwa 10 Stumpfsellenreihen. Die braunrothen grossen Markstrahlen stehen horizontal etwa 2—2,5 mm ab, sind 5—15 mm hoch, 0,3 mm breit, und es stehen ihrer 15—17 auf 15 qmm d. T. Das Holz ist leicht, gleicht etwas dem von *Q. rubra* besonders aber der folgenden Art, von denen es sich durch die angegebenen Merkmale unterscheiden lässt. Der Splint ist tief braunroth, das Kernholz ist roth. Der radiale Schnitt ist regelmässig längsstreifig.

Technischer Werth: Gering, da das Holz nicht dauerhaft ist; wird von Böttchern zu Trockengefässen verarbeitet.<sup>3)</sup>

Verbreitung: Nach Sargent<sup>4)</sup> ist diese Art in den südlichen atlantischen Staaten von Nord-Amerika sehr gemein und ist in den mittleren Districten der vorwiegendste Waldbaum.

31. *Quercus Catesbaei* Mchx.<sup>5)</sup>

„Turkey oak“. „Scrub oak“. „Forked-leaf black Jack“.

Syn.: *Q. rubra*  $\beta$  Abb. et Sm.

Die grossen, reich mit Thyllen erfüllten Gefässe sind radial 0,25—0,31 mm, tangential 0,29—0,42 mm weit, und setzen breitere 3schichtige Ringe zusammen. Die kleinen Gefässe sind 0,15—0,20 mm

1) Sargent'sche Sammlung No. 218.

2) t = tangential, r = radial.

3) Die Rinde soll reich an Gerbstoff sein und wird deshalb nach Michaux sehr geschätzt.

4) l. c. p. 48.

5) Sargent'sche Sammlung Nr. 210.



weit, mit blossen Auge sichtbar und stehen meist in 2—3schichtigen radialen Reihen. Zuweilen sind sie auch gänzlich isolirt unter den Holzzellen anzutreffen. Die Reihen der Stumpfpfzellen sind etwas schlängelnd, aber wie gewöhnlich tangential angeordnet. Doch stehen sie nicht dicht gedrängt, sondern sie sind durch Holzspitzzellen isolirt in längeren und kürzeren Reihen anzutreffen. Sie verursachen dennoch auf dem radialen Schnitt eine bemerkliche Längsstreifung.

Auch hier sind die Jahresringe zwischen den Markstrahlen eingebogen. Letztere sind bei einer Breite von 0,5—0,75 mm horizontal 2—4 mm von einander entfernt, 5—8 mm hoch und je 13 auf 15 qmm d. T. Ihre Farbe ist auf dem Stammquerschnitt lichtbraun. Der Spiegel erscheint rothbraun, das Kernholz ist von gleicher Farbe, während die Splintlagen mehr gelblichroth aussehen.

Technischer Werth: Gering; das leichte weiche Holz wird nur als Brennmaterial gebraucht.<sup>1)</sup>

Vorkommen: Eine kleine, nur 25' hohe Eiche an den sandigen Gestaden von Nord-Carolina, Florida und Süd-Alabama.

### 32. *Quercus aquatica* Nutt.<sup>2)</sup>

„Water oak“. Syn.: *Q. nigra* Willd.

*Q. uliginosa* Wang.

Die grossen Gefässe sind seitlich zusammengedrückt (tangential 0,14—0,28 mm, radial 0,28 mm weit) und setzen in 5 Lagen breite Ringe zusammen. Eine radiale Anordnung derselben wird theilweise durch dazwischentretende breite Markstrahlen hervorgerufen. Die kleinen Gefässe besitzen nahezu die Weite und Anordnung wie im Stamme der *Q. Catesbaei*. Die tangentialen Reihen der Holzstumpfpfzellen sind durch dazwischenstehende Holzspitzzellen sehr gelockert und gewähren auf dem Querschnitt kein deutliches Bild; mit dem Mikroskop betrachtet erscheint ihre Anordnung maschig. Die Fläche des Radialschnitts zeigt keine regelmässige deutliche Streifen. Die grossen Markstrahlen sind 0,5—0,75 mm breit, 5—10 mm hoch, horizontal 1—2 mm abstehend und zu 12 auf 15 qmm d. T. vertheilt.

1) Sargent: l. c. p. 46.

2) Sargent'sche Sammlung No. 208.

Jahrb. f. wiss. Botank. XV.

Die Holzgeleitzellen sind 2,043 mm im Mittel lang, 0,10 mm breit und besitzen ein Lumen von 0,001—0,002 mm. Wie bereits erwähnt, sind dies die längsten Zellen dieser Art, die ich im Eichenholz finden konnte. —

Der Splint ist blassgelb und das Kernholz dunkelrothbraun. Das Holz ist zäh, leicht zu schneiden, soll wenig dauerhaft sein und in Amerika nur als Brennmaterial dienen.

Vorkommen: Die „Water oak“ ist ein kleiner Baum 30—50' Höhe, findet sich auf niedrigem Grunde an Teichen, Flüssen in Maryland, Arkansas, im südlichen Florida und östlichen Texas.

### 33. *Quercus nigra* L.<sup>1)</sup>

„Black Jack oak“. „Barren oak“. Syn.: *Q. ferruginea* Michx.

*Q. quinqueloba* Engelm.

*Q. aquatica* Loid. cat. 1836.

*Q. aquatica* v. *quinqueloba* Alph. 1

Die Jahresringe durch 4 Lagen breite Ringe grosser 0,22—40 mm weiter Gefässe begrenzt. Letztere enthalten Thyllen. Die kleineren Gefässe sind 0,15 mm weit, setzen radiale, auf dem Stammquerschnitt baumartig angeordnete breite Gruppen zusammen. Jedoch kommen dieselben auch wie bei den vorigen Arten in einfachen breiten Zügen vor. Die Stumpfsellen stehen in matthellen Reihen den Kreis grosser Gefässe parallel in deutlich tangentialer Anordnung. Wenn das Mikroskop betrachtet erscheinen sie in engeren und weiten Maschen und kürzeren Reihen. Der Radialschnitt ist regelmässig gestreift, obgleich weniger deutlich als bei *Q. falcata*. Die Membranstrahlen sind 0,75 mm breit, 6—8 mm hoch, haben einen tangentialen Abstand von 2,5 mm (im Mittel) und sind auf 15 qmm dazwischen zu 14 vertheilt. — Der Spiegel ist gross und rothbraun. Der Splint ist gelblichroth, das Kernholz braunroth und schwer.

Technischer Werth: Gering; das Holz wird als Brennmaterial geschätzt. Dem Wasser ausgesetzt fault es leicht.

Vorkommen: Ein kleiner Baum, der kaum 25' hoch werden soll, wächst auf kiesigem oder sandigem Boden auf Long-Island,

1) Sargent'sche Sammlung No. 229.

New-York, im südlichen Florida, Nebraska, Indian-Territory und im östlichen Texas.

γ) In den concentrischen Ringen grosser Gefässe im Frühlingsholz lassen sich in radialer Richtung gestreckte Gruppen mit blosssem Auge deutlich unterscheiden. Die Jahresringe sind stark entwickelt. In ihnen befinden sich schmale, meist einschichtige radiale Reihen kleiner 0,05—0,20 mm weiter Gefässe, von denen die engsten im Herbstholze liegen. Die tangentialen Reihen der Stumpfpzellen sind locker, erscheinen breit auseinander gezogen und werden häufig von Holzspitzzellen durchsetzt. Die breiten Markstrahlen sind horizontal 1,8 mm (im Mittel) von einander abstehend. Ihre Breite ist jedoch in den einzelnen Eichenarten verschieden.

#### 34. *Quercus Cerris* L.<sup>1)</sup>

„Zerr- oder Burgundereiche“. Syn.: *Q. austriaca* Willd.  
*Q. Aegilops* Scop.  
*Q. Aesculus* L. mant.  
*Q. crinita* Lam. dict.  
*Q. frondosa* Mill.

Die grossen Gefässe sind seitlich zusammengedrückt. Sie messen in radialer Richtung 0,25—0,30 mm, in tangentialer 0,15—0,21 mm. Die kleinen Gefässe sind sehr vereinzelt, lassen aber dennoch eine deutliche radiale Anordnung erkennen. Die breiten Reihen der Stumpfpzellen stehen genau parallel mit den Grenzzellen des Herbstholzes und zeigen auf dem Querschnitt genau dieselben convexen Bogen wie diese. Unter dem Mikroskop erscheinen ihre Reihen auf dem Querschnitt maschig verzogen, zuweilen sind auch kleinere Gruppen bemerkbar. Hier wie in allen anderen Eichen sind sie sogleich an ihrem weiteren Lumen und ihren dünneren Wänden kenntlich. Der Radialschnitt ist nicht regelmässig streifig, falls die Stumpfpzellen nicht in scharfbegrenzten dichten Reihen stehen. In einem jüngeren Stamme aus dem königl. berliner botanischen Garten waren dieselben in schmalen tangentialen Reihen parallel den platten Grenzzellen des Herbstholzes in den dünnen Jahresringen regelmässig

1) ex horto regiment. et berol.



in der Anzahl von 5—8 vorhanden. Hier war auch der Radialschnitt sehr deutlich regelmässig gestreift.

Die breiten Markstrahlen stehen horizontal 2—2,5 mm ab, sind 1—1,5 mm breit, 10—12 mm hoch. Auf 15 qmm d. T. kommen ihrer 20—30. Besonders bei dieser Eiche fällt die rothbraune Färbung der Markstrahlzellen in der Gegend des Herbstholzes der einzelnen Jahresringe auf. Die mittleren Zellen der Strahlen erscheinen wie zurückgezogen, oder eingesenkt, eine Eigenthümlichkeit, die auch ganz besonders deutlich bei *Q. laurifolia*, *glabra* und sehr vielen anderen Eichen hervortritt. Die Markstrahlzellen in der Mitte des Strahls sind meist kürzer und dickwandiger als die übrigen. Dass sie sehr zahlreich geport sind, habe ich bereits an anderen Orten erwähnt. Der Splint ist gelblich weiss, das Kernholz rothbraun. Die Spiegel sind breit, braun und zahlreich. — Das Holz der *Q. austriaca* Willd. zeigt denselben anatomischen Bau und Alph. De Candolle zieht daher wohl mit Recht<sup>1)</sup> dieselbe zu der beschriebenen Art. Das Holz der *Q. Cerris* ist schwer und zähe. Es wird zu den mannigfachsten Geräthschaften verarbeitet. Nur zu Flüssigkeitsbehältern und Schiffen wird es nicht verwendet, wie bereits Wiesner<sup>2)</sup> betont.

Vorkommen: Im südlichen Europa; findet sich aber auch noch in Mähren (Pohlauer Berge)<sup>3)</sup>.

### 35. *Quercus serrata* Thunb.<sup>4)</sup>

Syn.: *Q. acutissima* Carr.

*Q. polyantha* Lindl.

Die grossen Gefässe sind 0,35—0,40 mm weit, enthalten Thyllen. Die kleinen Gefässe sind im Herbstholz sogar nur 0,14 mm weit. Ihre radialen Reihen sind sehr schmal, zeichnen sich aber durch grössere Helligkeit aus. Auf dem Querschnitt erscheinen sie zuweilen baumartig angeordnet. Neben längeren befinden sich auch kürzere, nicht durch die ganze Breite des Jahresringes verbreitete,

1) Alph. DeCandolle: Prodrömus, Fasc. II. p. 42.

2) Rohstoffe, p. 604.

3) Kotschy: Die Eichen Europas und des Orients,

4) ex museo petrop.

**radiale** Gruppen. Die Stumpfzellen erscheinen in lockeren, auf dem Querschnitt maschigen, tangentialen Reihen, verursachen aber dennoch eine deutliche Längsstreifung der radialen Schnittfläche. Die grossen 0,75 mm breiten braunen Markstrahlen sind 5—10 mm hoch und tangential 1—2 mm abstehend. Auf 15 qmm d. T. kommen ihrer etwa 20. Die Spiegel sind braun und das feste Holz tief rothbraun.

Vorkommen: Das untersuchte Stammstück wurde von Maximowicz auf Nippon gesammelt und dem petersburger Museum einverleibt. Aus diesem gelangte es an den hiesigen Königl. botanischen Garten. — *Q. serrata* soll nach Brandis<sup>1)</sup> ein mittelgrosser hinfalliger Baum sein. (Das untersuchte Stück aus dem petersburger Museum war auch bereits schadhafte.)

### 36. *Quercus Phellos* L.<sup>2)</sup>

„Willow oak“. Syn.: *Q. virginiana* Pluck.

Die grossen Gefässe erscheinen seitlich etwas zusammengedrückt. Ihr radialer Durchmesser ist 0,25—0,39 mm, der tangentiale dagegen nur 0,23—0,29 mm. Die kleinen Gefässe sind im mittleren Theil des Jahresringes 0,10 mm weit und deutlich sichtbar, im Herbstholz sind sie dagegen nur 0,14 mm weit und daher nicht mit blossen Auge wahrzunehmen. Die radialen Reihen sind einfach und gleichmässig. Nicht selten finden sich kürzere, nicht durch die 9 mm breiten Jahresringe verbreitete Züge kleiner Gefässe.

Zwischen je 2 breiten Markstrahlen befinden sich 2—3 solcher radialer Gefässgruppen. Die Stumpfzellen sind nicht in dichten tangentialen Reihen, sondern vereinzelt und in kürzeren tangentialen Gruppen anzutreffen. Doch lassen sie, im Ganzen betrachtet, eine tangentiale Anordnung erkennen. Dem blossen Auge erscheinen sie auf Querschnitten als matte breite Streifen ohne bestimmte Umrisse. Ebenso undeutlich ist auch die Streifung des Radialschnitts. Die breiten Markstrahlen<sup>3)</sup> sind horizontal 1—1,5 mm

1) l. c. p. 486.

2) Sargent'sche Sammlung No. 232. Taf. XII Fig. 28 vgl. Figurenerklärung.

3) Bei dieser und der folgenden Art verbreitern sich die breiten Markstrahlen im Frühlingsholz um ein Weniges.

entfernt. 0,3 mm breit, 5—20 mm hoch und auf 15 qmm d zu 20—30 angeordnet. Die Spiegel sind rothbraun wie das Holz. Der Splint ist hellröthlich. Die Holzspitzzellen sind 0,02187 (im Mittel) breit, besitzen ein Lumen von nahezu 0,012 mm.

Technischer Werth: Nach Sargent ist das Holz von geringer Bedeutung: es wird zuweilen zu Felgen verarbeitet. Es ist aber von wenig Dauerhaftigkeit.

Vorkommen: Dieser mittelgrosse Baum soll sich gewöhnlich an sumpfigen Ufern und an Gestaden von Long-Island, Florida, Kentucky bis zum östlichen Texas verbreiten.

### 37. *Quercus coccinea* Wang.<sup>1)</sup>

„Scarlet oak“.

Ganz ähnlich wie die vorige im anatomischen Bau. Nur die radialen Reihen der kleinen Gefässe noch schmaler, die tangentialen Reihen der Stumpzellen dichter und die Längsstreifen dem Radialschnitt deutlicher. Die grossen Markstrahlen sind dem Stammquerschnitt gelblichroth, besitzen nur 0,28 mm B und den tangentialen Abstand von 1—1,5 mm. Auf 15 qmm kommen etwa 30 Markstrahlen, die nur 2—12 mm hoch sind. Die Spiegel sind gelbröthlich wie der Splint. Das Kernholz rothbraun, aber heller als bei voriger Art. Das Holz ist zähe, leicht zu schneiden.

Vorkommen: Auf leichtem sandigen Boden in der Nähe Küste im östlichen Massachusetts und Minnesota.

b) Mit dickwandigen Gefässen einerlei Art, welche im M 0,16 mm weit sind. Ihre Reihen zeigen im Ganzen radiale Ordnung. Jahresringe makroskopisch undeutlich begrenzt.

a) Die radial angeordneten Reihen der Gefässe sind meist b

1) Nach Sargent „Catalogue“ etc. p. 47 wird diese Eiche mit *Q. tinctoria* verwechselt. Nach den anatomischen Merkmalen lassen sich beide Arten einanderhalten. Sargent'sche Sammlung No. 213.



38. *Quercus virens* Ait.<sup>1)</sup>„Life oak“. Syn.: *Q. sempervirens* Ait.*Q. oleoides* Cham. et Schl.*Q. retusa* Liebm.

Die Gefässe sind im Mittel 0,20 mm weit. Ihre Reihen sind ungleich breit und in der Anordnung zuweilen auf dem Querschnitt baumartig. Die radialen Züge derselben vereinigen sich zuweilen auch tangential. Im Frühjahrsholz des Splints sind die Gefässe um ein Weniges weiter, doch nicht mit der Regelmässigkeit wie bei der Gruppe a. Es kommen auch radiale, völlig isolirte Gruppen von Gefässen vor. Die tangentiale Anordnung der Stumpfpzellen ist zwar vorhanden, aber nur undeutlich zu bemerken. Unter dem Mikroskop zeigt der Querschnitt, dass die Stumpfpzellen in kürzeren tangentialen Gruppen und maschenartig zwischen den dickwandigen Holzspitzzellen stehen. Nur in schmalen Jahresringen sind ihre Reihen dichter. Die grossen Markstrahlen<sup>2)</sup> sind 0,5—1 mm breit, horizontal 1—3 mm entfernt und 5—10 mm hoch. Auf 15 qmm d. T. stehen 10 Markstrahlen. — Der Spiegel ist gelblich. Der Splint ist gelblichroth, das Kernholz dagegen gelbbraun. ●

Technischer Werth: Das feste schwere Holz findet eine allgemeine Verwendung, wird auch zu Schiffbauten benutzt.

Vorkommen: An den Gestaden Floridas, am Golf von Mexiko, Texas, Virginien.

39. *Quercus oblongifolia* Torr.<sup>3)</sup>

„Evergreen white oak“. „Life oak“.

Gefässe wie bei voriger Art. Die tangentialen Reihen der Stumpfpzellen sind fast ganz undeutlich; doch zeigen sie besonders im Frühlingsholz eine dichtere Anordnung. Die Grenze der Jahresringe wird an Holzspitzzellen, die tangential verbreitert sind, erst unter dem Mikroskop zum Theil erkannt. Die grossen Markstrahlen sind 0,5—1 mm breit, 3—8 mm hoch und stehen horizontal 2—2,5 mm ab. Auf 15 qmm d. T. kommen 15—20 Markstrahlen. Einige von

1) Sargent'sche Sammlung No. 238.

2) Einige scheinen die Peripherie des Stammes nicht zu erreichen.

3) Sargent'sche Sammlung Nr. 230.

ihnen zeigen die Eigenthümlichkeit, noch vor Erreichung der Peripherie sich aufzulösen („aussetzende Strahlen“ Th. Hartig's). Im Frühlingsholz verbreitern sich alle grossen Markstrahlen. Ihre Farbe ist auf dem Stammquerschnitt gelblichgrau und ein ähnliches Aussehen besitzen auch die breiten Spiegel. Das schwere, harte, aber leicht brechbare Holz ist grau mit einem bräunlichen Anflug. Jahresringe concav.

Vorkommen: Auf den Gebirgen des südwestlichen Californiens von San Diego bis Los Angeles und in Chihuahua.

Eine schöne Eiche, deren Stamm 2—2 $\frac{1}{2}$  ' im Durchmesser breit ist.

#### 40. *Quercus chrysolepis* Liebm.<sup>1)</sup>

„California Life oak“. Syn.: *Q. fulvescens* Kell.

*Q. crassipocula* Torr.

Gefässe sind sehr eng, kaum 0,09 mm weit; sie sind in radialer isolirten Gruppen wie auch in tangential zusammenhängender Zügen zu bemerken. Jahresringe sehr undeutlich, sind aber dennoch theilweise durch platte Holzspitzzellen angedeutet, die man nur mit dem Mikroskop erkennen kann. Die Stumpfzellen zeigen eine ähnliche Anordnung wie bei voriger Art. Die grossen Markstrahlen sind horizontal 3—8 mm von einander entfernt, ihre Breite beträgt 0,5—0,75, die Höhe 2—16 mm. Auf 15 qmm d. T. finden sich 8—16 breite Markstrahlen. Holz und Markstrahlen sind braunroth. Auch hier zeigen die Markstrahlen die bei voriger Art erwähnte Eigenthümlichkeit, vor der Peripherie auszusetzen.

Vorkommen: In Californien an der Küste und an den westlichen Abhängen der Sierra Nevada.

#### 41. *Quercus rugosa* Née.<sup>2)</sup>

Gefässe wie bei voriger Art angeordnet und von nahezu gleicher Weite. Die radialen Gruppen derselben verschmelzen sehr oft tangential. Die Stumpfzellen stehen theils in deutlichen concentrischen Kreisen, theils bilden sie nur kürzere oder längere tangential Reihen

1) ex museo petrop.

2) ex horto berol.

Die breiten Markstrahlen sind häufig getheilt, enthalten Gruppen von Holzspitzzellen und Gefässen zwischen ihren Zellen. Die meisten dieser Strahlen sind secundär, doch waren auch primäre zu bemerken. Ihre Breite ist nicht selten 1 mm, Höhe 8 mm und auf 15 qmm d. T. stehen 11 breite Markstrahlen. Die schmalen Markstrahlen sind als feine hellere Streifen zwischen den ersteren zu bemerken. — Das Holz in der Richtung der Markstrahlen leicht spaltbar, ist rothbraun und lässt sich leicht schneiden.

Vorkommen: In Mexiko.

*Q. rugosa* ist ein Baum von mittlerer Grösse.

#### 42. *Quercus Ilex* L.<sup>1)</sup>

Syn.: *Q. expansa* Poir.

*Q. calicina* Poir.

*Q. Gramuntia* L.

Der untersuchte Stamm war noch jung und hatte einen Durchmesser von 1,4 cm. Die Gefässe sind in breiten radialen Reihen angeordnet, kommen tangential selten in Berührung. Die Markstrahlen sind wie bei voriger Eiche von Holzspitzzellen stark durchsetzt, meist secundär, doch konnte ich auch primäre Markstrahlen entdecken, welche im Mark mit 4 und mehr Zellen Breite<sup>2)</sup> ihren Ursprung nahmen und sich nach der Peripherie des Stammes hin verbreiteten. Zwischen je 2 Markstrahlen befindet sich ein breiter radialer Zug gleichgrosser Gefässe. Die Stumpfpzellen stehen in kürzeren und längeren tangentialen Reihen, namentlich in jüngeren Jahresringen. In älteren sind ihre Reihen durch Holzspitzzellen und Gefässe gelockert. Das Kernholz ist röthlich, der Splint gelblichweiss und zähe.

Vorkommen: In Süd-Europa; erreicht nach Kotschy<sup>3)</sup> ihre Nordgrenze am Nordufer des Garda-Sees bei Riva und Duino bei Triest. Im südlichen Frankreich ist es nach genanntem Autor das gemeinste und geschätzteste Brennholz.

Die Varietät *Q. Fordii* Hort. bietet in anatomischer Hinsicht nichts Abweichendes dar.

1) ex horto berolinense. Einen gleichen Bau zeigte auch ein 7,5 mm starker Stamm von *Q. Turneri* Willd.

2) horizontal.

3) l. c. No. 38.



43. *Quercus coccifera* L.<sup>1)</sup>Syn.: *Q. graeca* Kotschy.Wie *Q. Ilex*. Stamm 1 cm Durchmesser.44. *Quercus Calliprinos* L.Wie *Q. Ilex*. Stamm 3 mm Durchmesser.45. *Quercus lanuginosa* Don.Syn.: *Q. Banga* Ham.*Q. lanata* Wall.

Der junge Stamm mass 1,1 cm im Durchmesser. Gefässe und Stumpfzellen wie bei *Q. Ilex* angeordnet. Die breiten Markstrahlen sind spärlich. Das zähe Holz ist röthlich mit gelblichem Anflug.

Vorkommen: In Neapel, wo sie als ein grosser Baum sich vorfindet. —

Alle diese jungen Eichenstämme waren mit nur 0,07 mm (im Mittel) weiten und 0,24 mm langen Gefässen versehen. Die Holzspitzzellen zeigten eine Länge von nur 0,6 mm im Mittel. Bei *Q. Calliprinos*, einem allerdings sehr jungen Stamm, waren sie nur 0,3 mm lang.

46. *Quercus paucilammellosa* Hook.<sup>2)</sup>Syn.: *Q. lammellosa* Hook.

Die Jahresringe sind sehr undeutlich, selbst durch das Mikroskop erkennt man ihre Grenzen nicht immer, weil die Holzspitzzellen der äussersten Jahreslagen nur streckenweise tangential verbreitert vorkommen. Die Stumpfzellen sind in den einzelnen tangentialen Reihen locker eingeordnet, erscheinen auf dem Querschnitt maschig vertheilt und gänzlich isolirt, aber selbst in dieser unregelmässigen Anordnung ist eine tangentiale Richtung nicht zu verkennen. Die Gefässe sind in einigen Lagen dieses Eichenholzes etwas weiter als sie sonst in den Eichen dieser Gruppe angetroffen werden. Ich fand ihren Durchmesser 0,23 mm. In vielen anderen Lagen waren sie

1) No 43—45 ex hort. berol.

2) ex museo petrop.

im Mittel 0,16 mm weit. Viele von ihnen sind sehr dicht mit Thyllen erfüllt, so dass sie auf dem Querschnitt als weissgraue Punkte erscheinen. Die grossen Markstrahlen sind 1—1,5 mm breit, haben einen horizontalen Abstand von 2 mm bei einer Höhe von 5—18 mm. Auf 15 qmm d. T. fand ich ihrer 12—15. Auf dem Querschnitt des Stammes zeigen sie seitlich von der Mediane viele spitze Zellen; nicht selten sind sie von Holzspitzzellen quer durchsetzt. Hin und wieder gehen auch Gefässe durch sie hindurch. Die meisten breiten Markstrahlen erstrecken sich bis zur Rinde, doch liessen sich auch einige nicht bis zur Peripherie reichende Strahlen vorfinden. Einige Spitzzellen in der Nähe der Markstrahlen führten deutlich nachweisbaren Gerbstoff. Sie erreichen nicht selten die Länge von 1,6 mm und eine Breite von 0,02 mm. Sowohl Markstrahlen als auch Stumpzellen enthalten braunen Gerbstoff. — Das Holz ist dunkelbraunroth und hart.

Vorkommen: In Sikkim.

Nach Brandis<sup>1)</sup> soll diese Eiche 40—60' hohe Stämme mit 9—15' Umfang haben.

#### 47. *Quercus glabra* Thunbg.<sup>2)</sup>

Die Jahresringe sind deutlich durch breite dunklere Holzspitzzellen begrenzt. Die Gefässe sind in radialen Gruppen angeordnet, haben nur die Weite von 0,16 mm im Mittel. Im Frühlingsholz sind die Gruppen breiter, im Herbstholz meist schmaler. Die Stumpzellen sind in tangentialen schlängelnden Reihen angeordnet, welche einen regelmässigen radialen Abstand haben, was man am deutlichsten auf dem regelmässig längsstreifigen radialen Schnitt erkennen kann. Die grossen Markstrahlen sind tangential 1—3 mm von einander entfernt, 0,5—1 mm breit und 3—10 mm hoch. Auf 15 qmm d. T. zählte ich 20 Markstrahlen. Sie werden von Holzspitzzellen nicht selten durchsetzt und verhalten sich wie im Holz der vorigen Eiche. Die Holzspitzzellen eines jungen Stammes waren 0,6 mm, die des alten 1,01 mm lang. Die Breite blieb bei beiden

1) l. c. p. 488.

2) ex hort. berol. et petrop.

0,017 mm im Mittel. Das Holz des ersteren ist hellrothbraun, des letzteren tief braunroth (chocoladefarben).

Vorkommen: Auf Kiu-Siu.

#### 48. *Quercus Burgeri* Bl.<sup>1)</sup>

Syn.: *Q. gemelliflora* Burger.

Anordnung der Gefässe und Stumpfzellen wie bei voriger Art. Die hellen breiten Markstrahlen stehen tangential 2—5 mm ab, sind 0,25—0,4 breit, 2—9 mm hoch. Auf 15 qmm d. T. waren etwa 14 breite Markstrahlen zu zählen. Das Holz ist hellröthlich.

Vorkommen: Auf Nippon von Maximowicz gesammelt.

#### 49. *Quercus gilva* Bl.<sup>2)</sup>

Gefässe in etwas schmalere radial angeordneten Reihen, die aber tangential nicht selten zur Verschmelzung kommen. Auch isolirte radiale Gruppen sind auf dem Querschnitt zu bemerken. Die Stumpfzellen stehen in den radial getrennten, tangential verlaufenden Reihen weniger dicht als bei den vorigen Arten; in Folge dessen ist die Längstreifung des radialen Schnitts weniger deutlich ausgeprägt. Die gelblichen breiten Markstrahlen zeigen dieselben Grössen- und Anordnungsverhältnisse wie bei voriger Eichenart. Das Holz ist röthlichgelb.

Vorkommen: Auf Kiu-Siu bei Nagasaki von Maximowicz gesammelt.

#### 50. *Quercus thalassica* Hance.<sup>3)</sup>

Syn.: *Q. inversa* Lindl.

*Q. acuta* Sieb.

*Q. sieboldiana* Bl.

Jahresringe werden durch die Holzspitzzellen des Herbstholzes angedeutet. Die Gefässe stehen theils in breiteren, theils in schmalere einreihigen schlängelnden radialen Zügen. Auch völlig isolirte

---

1) ex museo petrop.

2) ex museo petrop.

3) ex museo petrop.



Gruppen sind zu bemerken. Die Stumpfpzellen stehen in deutlich **abgesonderten concentrischen Kreisen** und verursachen die **regelmässige Längsstreifung des Radialschnitts**. Die Markstrahlen **verhalten sich wie bei voriger Art**, haben jedoch eine mehr braune **Farbe**. Das Holz ist an gesunden Stellen rothbraun (von **Chocoladefarbe**), fest und dicht.

Vorkommen: Im nördlichen China und Japan. Das **untersuchte Stammstück** rührt von einem von Maximowicz bei **Nagasaki** entdeckten Baum her.

β) Die radialen Gruppen der Gefässe sind schmal, 1—2schichtig, **werden tangential selten vereinigt angetroffen**.

#### 51. *Quercus Suber* L.<sup>1)</sup>

„Korkeiche“.

Jahresringe meist sehr unregelmässig gebildet, von breiten **Holzspitzzellen** begrenzt. Nicht selten sind im Frühlingsholz etwas weitere **Gefässe**, welche 0,20—0,23 mm im Durchmesser haben, zu bemerken, **doch bringen sie im Allgemeinen durch ihre Anordnung den Charakter dieser Gruppe zum Ausdruck**. Ganz besonders gilt dieses vom Kernholz. In den äussersten Jahresringen kommen die radialen Reihen auch tangential näher zu stehen. Die Holzstumpfpzellen stehen in concentrischen Kreisen, tangentialen Binden und vereinzelt Gruppen. Die hellrothen Markstrahlen sind 0,8 mm (im Mittel) breit, stehen sehr dicht (1—1,5 mm) und sind 3—10 mm hoch. Auf 15 qmm d. T. kommen ihrer etwa 20. Das hellrothbraune Holz ist fest und zähe.<sup>2)</sup>

Vorkommen: In Spanien, in der Barberei, Süd-Frankreich, **Italien**, Dalmatien und Griechenland. Der nördlichste Punkt ihrer **Verbreitung** ist nach Kotschy<sup>3)</sup> Istrien, wo sie bei Pola einen **Bestand** bilden soll.

Die Korkeiche besitzt 30—50' Höhe und 2' im Durchmesser.

1) ex hort. berol.

2) Von dieser Eiche wird das Holz wenig geschätzt, nur der Kork wird von **ihren** Stämmen gewonnen.

3) l. c. No. 33.

52. *Quercus agrifolia* Née.<sup>1)</sup>

„Enceno“.

Auch hier sind die Gefässe im Frühlingsholz ein klein wenig grösser, ganz wie bei *Q. Suber*. Sie sind in 1—2schichtigen Reihen radial angeordnet. Letztere weichen selten von der Richtung des Radius ab. Auch gänzlich isolirte Gefässe kommen unter den dickwandigen Spitzzellen vor. Die Holzstumpfpzellen stehen in deutlichen etwas maschigen tangentialen Reihen, die zuweilen auch eine schlängelnde Anordnung zeigen. Besonders am Stamm dieser Eiche bemerkt man auf dem radialen Schnitt 2 Systeme sich kreuzender paralleler Streifen. Die radialen Streifen rühren von den kleinen Markstrahlen her und die regelmässigen Längsstreifen werden von den Reihen der Stumpfpzellen verursacht. Die 0,25—0,50 mm breiten grossen Markstrahlen sind tangential nur 2—4 mm entfernt, 5—6 mm hoch, werden häufig von Holzspitzzellen quer durchsetzt und stehen zu 15 auf 15 qmm. Der Spiegel ist tief braunroth. Das Holz besitzt eine hellbraunrothe Farbe. Es scheint leicht und von geringer Festigkeit zu sein.

Vorkommen: An der californischen Küste, südlich von San Francisco bis Mendocino County. —

Ein 120' hoher Baum, dessen Stamm 8—21' im Umfang messen kann. Soll auch strauchartig vorkommen. Untersucht wurde das Holz des Baumstammes. —

53. *Quercus glauca* Thunbg.<sup>2)</sup>(Sectio *Cyclobalanus*.)

Die Jahresringe werden durch dickwandigere dunklere Holzspitzzellen regelmässig begrenzt. Die Gefässe stehen in einfachen, meist einschichtigen radialen schlängelnden Reihen. Auf dem Querschnitt zeigen sie nur selten tangentiale Annäherung, gewähren aber öfter in ihrer Anordnung ein baumartiges Aussehen. Auch sehr kurze radiale Gruppen von 2—4 Gefässen sind zu bemerken. Die Stumpfpzellen stehen in dichten regelmässigen concentrischen Kreisen. Bei

1) ex museo petrop.

2) ex museo petrop.

keiner der von mir untersuchten Eichen zeigt der Radialschnitt eine so deutliche gleichmässige Längsstreifung. Die röthlichen grossen Markstrahlen sind etwa 0,3—0,4 mm breit, stehen von einander tangential etwa 3 mm ab, sind 5—10 mm hoch und waren auf 15 qmm d. T. zu 13 vertheilt. Das tiefbraunrothe Holz ist hart. Das Lumen der Spitzzellen klein.

Vorkommen: In Japan.

Die folgende Art findet ihren Platz am besten hier. Der spärlichen grossen Markstrahlen halber möchte ich nicht noch eine neue Gruppe bilden.

#### 54. *Quercus cuspidata* Thunbg.<sup>1)</sup>

(Sectio Chlamydoalanus.)

Die Jahresringe werden von breiten Holzspitzzellen des Herbstholzes begrenzt und durch 0,20 mm weite Gefässe angedeutet. Letztere stehen in schmalen einschichtigen Reihen im Frühlingsholz, wo auch die Holzspitzzellen etwas weitlichtiger sind. Die radialen Reihen der Gefässe zeigen auf dem Querschnitt meist eine baumartige Anordnung. Nicht selten bemerkt man ihre Reihen in einer zum Radius schiefen Richtung stehen. Im Herbstholz sind die engsten Gefässe, die im Mittel nur 0,07 mm Weite haben. Die Länge derselben war im Mittel 0,50 mm. Zuweilen zeigten ihre Enden eine leiterförmige Durchbrechung. Die Wände waren 0,0041—0,006 mm dick und zeigten grosse Hofporen (0,0087—0,009 mm im Durchmesser). In dünneren Jahresringen waren tangential weit von einander abstehende zweischichtige Reihen enger Gefässe wie gewöhnlich radial angeordnet zu bemerken. Die Stumpfsellen sind zu concentrischen Kreisen im Stamm angeordnet. Die Flächen der radialen Schnitte sind regelmässig längsstreifig. Die breiten Markstrahlen sind sehr spärlich, etwa 0,3—0,4 mm breit, 5—7 mm hoch, stehen tangential etwa 15 mm ab.<sup>2)</sup> Der Spiegel ist undeutlich und sein häufiges Fehlen auf dem radialen Schnitt verleiht diesem Eichenholz

1) Der untersuchte Stamm hatte einen Durchmesser von ca. 8 cm, war völlig morsch, so dass das Holz sich mit dem Nagel eindrücken liess. (Ex museo petrop.)

2) Zuweilen auf Querschnitten gänzlich fehlend.



ein fast birkenholzartiges Aussehen<sup>1)</sup>. Auch die Holzspitzzellen lassen auf Querschnitten eine deutliche radiale Richtung in der Anordnung erkennen. Bei der Länge von 1 mm (im Mittel) sind sie 0,020 mm breit und besitzen bei 0,0040 mm dicken Wänden ein Lumen von 0,0120 mm. Das Holz ist auf dem Radialschnitt gelblich, auf dem Querschnitt gelblichbraun.

Vorkommen: Auf Kiu-Siu.

B. Breite Markstrahlen durch dazwischen tretende Holzbestandtheile in schmale, gruppig beisammenstehende Strahlen aufgelöst. Alles Uebrige wie in voriger Abtheilung der Gruppe  $\beta$ .

### 55. *Quercus dilatata* Lindl.<sup>2)</sup>

Syn.: *Q. floribunda* Lindl. in Wall.

Jahresringe sind sehr unregelmässig und nur theilweise von breiten Holzspitzzellen begrenzt. Die Gefässe stehen in dem sehr dichten Holz in radialen Gruppen, die tangential isolirt sind. Die einzelnen Gefässe sind nur im Splint mit blossen Auge deutlich wahrnehmbar. Sie besitzen hier eine Weite von 0,18 mm. Die tangentialen Reihen der Stumpfcellen sind sehr locker und erscheinen auf dem Querschnitt maschig und in Gruppen angeordnet. Auch einzelne kürzere tangentiale Reihen sind anzutreffen. Die Markstrahlgruppen sind tangential 1—2 mm entfernt und haben eine Breite von 0,75 bis 1 mm. Die Holzspitzzellen sind 1,7 mm lang, 0,017 mm breit, besitzen ein sehr enges Lumen, führen aber in der Nähe der Markstrahlen Gerbstoff. Das rothbraune Holz ist sehr dicht und hart. Es hat das Aussehen des Mahagoniholzes.

Technischer Werth: Das harte Holz ist nach Brandis<sup>3)</sup> sehr dauerhaft, wird zu Bauten und Herstellung von Ackergeräth-

1) Es erinnert durch seinen Bau an *Castanopsis indica* Alph. DeC., der aber die breiten Markstrahlen fehlen. Auch sind die Gefässe weiter und wie bei *Quercus glauca* angeordnet.

2) ex museo petrop. Taf. XII, Fig. 29 Querschnitt.

Anm.: Das untersuchte Stück entstammt dem Museum petropolitanum, woher es mit der Auszeichnung „India (Simla, Punjab)“ an den hiesigen königl. botan. Garten gelangte. Das Holz ist an der Peripherie zwischen je 2 Markstrahlgruppen eingesenkt. — Vgl. auf Taf. XII, Fig. 27, bei *Q. alba* dasselbe.

3) l. c. p. 483.

~~schaffen~~ benutzt. Am Satledsch (Sutlej) soll es höher geschätzt werden als das Holz aller anderen Eichen.

Vorkommen: *Q. dilatata* ist ein grosser Baum des westlichen Himalaya.

### Kurze Uebersicht über die Gruppierung der Eichen nach anatomischen Gesichtspunkten.

Hauptabtheilung A: Mit breiten grossen Markstrahlen.

Abtheilung a: Jahresringe durch concentrische Kreise grosser Gefässe des Frühlingsholzes deutlich begrenzt, schon mit blossen Auge wahrnehmbar. Kleinere Gefässe befinden sich zu radialen Reihen im Herbstholz angeordnet.

I. Unterabtheilung: Mit dünnwandigen Gefässen.

Gruppe α: Die radialen Reihen kleiner enger Gefässe stossen tangential aneinander.

† Die radialen Reihen vereinigen sich im Herbstholz vorwiegend.

1. *Quercus lyrata* Walt. (*Leucobalanus* Eng., *Lepidobalanus* DeC., sectio I. *Eulepidobalanus* Ørst.).

†† Die radialen Reihen vereinigen sich im Herbstholz tangential zum Theil.

2. *Q. alba* L. (*Lepidobalanus* DeC., *Leucobalanus* Eng., sect. I. *Eulepidobalanus* Ørst.).

3. *Q. Durandii* Buck. (*Leucobalanus* Eng., *Lepidobalanus* DeC.).

4. *Q. stellata* Wang. (*Leucobalanus* Eng., *Lepidobalanus* DeC.).

5. *Q. macrocarpa* Mchx. (*Leucobalanus* Eng., *Lepidobalanus* DeC., sectio I. *Eulepidobalanus* Ørst.).

6. *Q. Wislizeni* Alph. DeC. (*Melanobalanus* Eng., *Lepidobalanus* DeC., subg. III. *Erythrobalanus*, sect. II. *Microcarpaea* Ørst.).

7. *Q. Prinus* L. (*Leucobalanus* Eng., *Lepidobalanus* DeC., sect. II. *Prinus* Ørst.).

8. *Q. Garryana* Dougl. (*Leucobalanus* Eng., *Lepidobalanus* DeC., sect. I. *Eulepidobalanus* Ørst.).

9. *Q. bicolor* var. *Michauxii* Eng. (*Leucobalanus* Eng., *Lepidobalanus* DeC., sectio II. *Prinus* Ørst.).

Gruppe  $\beta$ : Die radialen Reihen kleiner Gefässe sind verhältnissmässig schmal und tangential vorwiegend isolirt.

10. *Q. bicolor* Willd. (*Leucobalanus* Eng., *Lepidobalanus* DeC., sectio II. *Prinus* Ørst.)
11. *Q. sessiliflora* Sm. (*Lepidobalanus* DeC., sectio I. *Eulepidobalanus* Ørst.).
12. *Q. iberica* Stev. (*Lepidobalanus* DeC.)
13. *Q. grosseserrata* Bl. (*Lepidobalanus* DeC., sect. II. *Prinus* Ørst.)
14. *Q. castaneifolia* C. A. Mey. (Subg. III. *Cerris*, sect. I. *Eucerris* Ørst.)
15. *Q. pedunculata* Ehrh. (*Lepidobalanus* DeC., sectio I. *Eulepidobalanus* Ørst.).
16. *Q. Thomasii* Ten. (*Lepidobalanus* DeC., sectio I. *Eulepidobalanus* Ørst.).
17. *Q. undulata* var. *grisea* Eng. (*Leucobalanus* Eng.).
18. *Q. mongolica* Fisch. (*Lepidobalanus* DeC., sectio IV, *Ilex* Ørst.)
19. *Q. macranthera* Fisch. et Mey. (*Lepidobalanus* DeC.).
20. *Q. heterophylla* Mchx. (*Lepidobalanus*).

Gruppe  $\gamma$ : Die radialen Reihen kleiner Gefässe sind sehr schmal und letztere etwas in der Weite verschieden. Die grossen Gefässe lassen in den concentrischen Kreisen Gruppen erkennen.

21. *Q. lobata* Née. (*Leucobalanus* Eng., *Lepidobalanus* DeC., sect. I. *Eulepidobalanus* Ørst.).
22. *Q. glandulifera* Bl. (*Lepidobalanus* DeC., sect. II. *Prinus* Ørst.)

## II. Unterabtheilung: Mit dickwandigen Gefässen.

Gruppe  $\alpha$ : Grosse Gefässe in den concentrischen Kreisen deutlich gruppirt. Kleine Gefässe eng in schmalen radialen Reihen.

23. *Q. rubra* nebst var. *texana* Buckl. (*Melanobalanus* Eng., Subg. I. *Erythrobalanus*, sectio I. *Euerythrobalanus* Ørst.).
24. *Q. tinctoria* Bartr. (*Melanobalanus* Eng., *Erythrobalanus*, sect. I. *Euerythrobalanus* Ørst.).

Gruppe  $\beta$ : Grosse Gefässe wie in voriger Gruppe. Die radialen Züge kleiner Gefässe breit; letztere weit, meist mit blossen Augen wahrnehmbar.



25. *Q. imbricaria* Mchx. (Melanobalanus Eng., Erythrobalanus, sectio II. Mikrokarpaea Ørst.).
26. *Q. hypoleuca* Eng. (Melanobalanus Eng., Erythrobalanus, sect. II. Mikrokarpaea Ørst.).
27. *Q. laurifolia* Mchx. (Melanobalanus Eng.).
28. *Q. Kelloggii* Newb. (Melanobalanus Eng., Euerythrobalanus, sect. I. Euerythrobalanus Ørst.).
29. *Q. palustris* Mchx. (Melanobalanus Eng., Erythrobalanus, sect. I. Euerythrobalanus Ørst.).
30. *Q. falcata* Mchx. (Melanobalanus Eng., Erythrobalanus, sect. II. Euerythrobalanus Ørst.).
31. *Q. Catesbaei* Mchx. (Melanobalanus Eng., Erythrobalanus, sect. I. Euerythrobalanus Ørst.).
32. *Q. aquatica* Nutt. (Melanobalanus Eng., Erythrobalanus, sect. II. Mikrokarpaea Ørst.).
33. *Q. nigra* L. (Melanobalanus Eng., Erythrobalanus, sectio II. Mikrokarpaea Ørst.).

Gruppe  $\gamma$ : Mit deutlich radialer Gruppierung in den Kreisen grosser Gefässe des Frühlingsholzes. Die radialen Reihen kleiner Gefässe schmal und gerade. Enge Gefässe mit blosssem Auge sichtbar.

34. *Q. Cerris* L. (Subg. III. Cerris, sectio I. Eucerris Ørst.).
35. *Q. serrata* Thunb. (Subg. III. Cerris, sect. II. Erythrobalanopsis Ørst.).
36. *Q. Phellos* L. (Melanobalanus Eng., subg. III. Erythrobalanus, sectio II. Mikrokarpaea Ørst.).
37. *Q. coccinea* Wang. (Melanobalanus Eng., subg. III. Erythrobalanus, sectio I. Euerythrobalanus Ørst.).

Abtheilung b: Mit dickwandigen Gefässen einerlei Art, welche zu radialen Reihen oder Gruppen geordnet sind. Jahresringe mit blosssem Auge undeutlich zu erkennen, werden meist nur von dickwandigen Holzzellen der äussersten Schichten des Herbstholzes angedeutet. Mikroskopisch wahrnehmbar.

Gruppe  $\alpha$ : Die radial angeordneten Reihen der Gefässe sind meist breit.

38. *Q. virens* Ait. (*Leucobalanus* Eng., *Lepidobalanus* DeC., sect. I *Ilex* Ørst.).
39. *Q. oblongifolia* Torr. (*Leucobalanus* Eng.).
40. *Q. chrysolepis* Liebm. (*Leucobalanus* Eng., *Lepidobalanus* DeC., sectio IV. *Ilex* Ørst.).
41. *Q. rugosa* Née. (*Lepidobalanus* DeC.).
42. *Q. Ilex* nebst *Fordii* Hort. (*Lepidobalanus* DeC., sectio I *Ilex* Ørst.).
43. *Q. coccifera* L. (Subg. III. *Cerris*, sectio IV, *Ilicopsis* Ørst.).
44. *Q. Calliprinos* L. (Subg. III. *Cerris*, sectio IV. *Ilicopsis* Ørst.).
45. *Q. lanuginosa* Don. (Subg. III. *Cerris*, sectio III. *Suber* Ørst.).
46. *Q. paucilammellosa* Hook. (Subfam. I. *Cyclobalanopsis* Ørst., Subg. I. *Eucyclobalanopsis*, sectio I. Ørst.).
47. *Q. glabra* Thunbg. (Sect. *Pasania* Miq., Subgen. I. *Eupasania* Ørst., sectio I.).
48. *Q. Burgeri* Bl. (Subfam. I. *Cyclobalanopsis* Ørst., Subg. *Eucyclobalanopsis*, sectio I. Ørst.).
49. *Q. gilva* Bl. (Subfam. I. *Cyclobalanopsis* Ørst., Subg. I. *Eucyclobalanopsis*, sectio I. Ørst.).
50. *Q. thalassica* Hance (Sect. *Pasania* Miq., Subg. I. *Eupasania* Ørst., sectio I. Ørst.).

Gruppe  $\beta$ : Radiale Züge der Gefäße wie auch die Gruppen letzteren meist schmal.

51. *Q. Suber* L. (Subg. III. *Cerris* Ørst., sect. III. *Suber* Ørst., *Lepidobalanus* DeC.).
52. *Q. agrifolia* Née. (*Melanobalanus* Eng., Subg. I. *Lepidobalanus* DeC., sectio IV. *Ilex* Ørst.).
53. *Q. glauca* Thunb. (Subfam. I. *Cyclobalanopsis* Ørst., Subg. *Eucyclobalanopsis* Ørst., sectio I.).

---

Mit spärlichen breiten Markstrahlen und radialer Anordnung der Holzapitzzellen:

54. *Q. cuspidata* Thunbg. (*Pasania*, Subg. II. *Chlamylobalanus* (Endl.) Ørst.).
-

## Hauptabtheilung B.

Breite Markstrahlen erscheinen unter dem Mikroskop betrachtet durch dazwischentretende Holzzellen zu gruppenartig beisammenstehenden schmalen Markstrahlen aufgelöst.

55. *Q. dilatata* Lindl.<sup>1)</sup> (*Lepidobalanus* DeC.).

(Hieran dürften auch *Q. rugosa* Née. und *Q. Ilex* L. erinnern.)

Diese soeben gegebene Eintheilung der Eichen wird gewiss durch umfassendere Untersuchungen noch manche Abänderung erfahren. Dass diese Gruppierung ihre Berechtigung hat, und nicht auf bloß zufälligen Merkmalen beruht, lehrt mich der Vergleich mit den auf morphologischen Merkmalen begründeten Systemen von Engelmänn<sup>2)</sup> und Ørsted<sup>3)</sup>. Mit grosser Befriedigung ersah ich, dass die Abtheilung a in den Gruppen  $\alpha$ — $\gamma$  der Unterabtheilung I. Engelmänn's Arten der Abtheilung *Leucobalanus* („White-Oaks“) <sup>4)</sup> Ørsted's I. und II. Section des Subgen. I. *Lepidobalanus* DeC. zum Theil vollständig<sup>5)</sup> enthielten.

Zur Abtheilung a, Unterabtheilung II. mit den Gruppen  $\alpha$ — $\gamma$  gehören Engelmänn's 2. Abtheilung *Melanobalanus* („Black-Oaks“) <sup>6)</sup> zum grössten Theil und Ørsted's Subgen. III. *Erythrobalanus* mit den beiden ersten Sectionen *Eucerythrobalanus* und *Mikrokarpaea*. Von letzterer ist nur *Q. Wislizeni* Alph. DeC. ausgenommen, welche sich bei mir unter a. I.  $\alpha$ . befindet. Die immergrünen Eichen der Abtheilung b zeigen in ihrem anatomischen Bau eine grosse Uebereinstimmung. Neben den Gefässen, die von ihrer normalen Stellung nur wenig abweichen, gewähren auch Anordnung der Holzstumpfszellen und Beschaffenheit breiter Markstrahlen für die einzelnen Hölzer wesent-

1) Anm.: Die Arten unter 6, 13, 22, 26, 35 und 38—55 sind immergrüne Eichen.

2) Engelmänn: „Notes on oaks of the United-States“.

3) Ørsted: Recherches sur la classification des Chênes (Extrait des mémoires de la Société d'Histoire Naturelle de Copenhague) 1867.

4) Taf. XII. Fig. 27 vrgl. Figurenerklärung.

5) Die Ausnahmen sind aus den in Klammern beigefügten, dem Artnamen nachfolgenden Abtheilungsbezeichnungen der Gruppenübersicht zu ersehen.

6) Taf. XII. Fig. 28 vrgl. Figurenerklärung.

liche Merkmale. Ich erinnere nur an *Quercus glauca* und *cuspidata*. Letztere steht eigentlich für sich da, aber die Anordnung ihrer Gefäße, sowie das Vorkommen breiter Markstrahlen nähert sie der Abtheilung b, obgleich in ihrem Stamm die radiale Anordnung der Holzspitzzellen mehr als aus anderen Eichenstämmen hervorleuchtet. Betrachtet man Querschnitte dieser Eiche, die keine breite Markstrahlen aufweisen, so wird man lebhaft an das Holz der *Castanopsis indica* Alph. DeC. erinnert. Den Stämmen der beiden Arten *Castanopsis indica* und *C. chrysophylla* fehlen breite Markstrahlen und die weitlichtigen Holzspitzzellen stehen in radialer Anordnung, die nur von den tangentialen Reihen und Gruppen der Holzstumpfzellen unterbrochen wird.

Durch die radialen schlängelnden Reihen seitlich etwas zusammengedrückter Gefäße erinnert *Castanopsis indica*<sup>1)</sup> besonders an *Quercus glauca*, bei der aber dieselben enger sind. *Castanopsis chrysophylla* besitzt dünnwandige Gefäße zweierlei Art wie die Eichen der Abtheilung a. I. α., doch stehen die weiten Gefäße des Frühlingsholzes sehr vereinzelt und sind von einander tangential etwa 1 mm weit entfernt. Alles Uebrige wie bei *C. indica*.

Zum Schluss mag hier eine Uebersicht über die wichtigsten anatomischen Unterschiede des Eichenholzes gegenüber den verwandten Gattungen folgen:

Mit vorwiegend tangentialer Anordnung der Stumpfzellen im Herbstholz.

I. Mit breiten compacten oder von Holzzellen durchsetzten sowie kleinen schmalen Markstrahlen.

- a) Mit Gefäßen zweierlei Art, von denen die weiteren zu concentrischen Kreisen im Frühlingsholz, die kleineren eng dagegen in radialer Anordnung im Herbstholz stehen, oder
- b) mit Gefäßen einerlei Art in radialen Reihen

*Quercus*.

---

1) Fig. 30.



II. Mit einförmigen, niedrigen, tangential nur 1—2 Zellen breiten Markstrahlen und Gefässarten wie bei I. (Holzspitzzellen mit radialer Anordnung)

Castanopsis.

Castanea.

(Bei letzterer sind die Holzstumpfpzellen zuweilen im Herbstholz sehr unregelmässig gelagert, aber eine tangentiale Anordnung ist stets zu erkennen.<sup>1)</sup>)

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel IX—XII.

- Fig. 1 a. b. c. d. Krystalle von oxalsaurem Kalk in den Stumpfpzellen von *Quercus virens* Ait.
- Fig. 2. Tangentialer Schnitt durch *Quercus laurifolia* zeigt den Theil eines breiten Markstrahls, in welchem sich einige Krystalle von oxalsaurem Kali befinden. Einige Markstrahlzellen besitzen Poren p, die auf Zellzwischenräume ausgehen.
- Fig. 3. Markstrahlzellen verschiedener Länge aus einem grossen Markstrahl von *Quercus Phellos* L.
- Fig. 4. Zellen aus macerirten Markstrahlen von *Quercus oblongifolia* Torr.  
a) Eine Reihe spitzer Markstrahlzellen aus einem grossen Markstrahl.  
b) Ungewöhnlich hohe Markstrahlzellen ebendaher; str Stärkekörner.
- Fig. 5. Ein Gefäss aus *Quercus pedunculata* Ehrh. an dem einen Ende doppelt durchbrochen.
- Fig. 6. Ein ebenso gestaltetes Gefäss aus dem Stamme von *Quercus oblongifolia* Torr.
- Fig. 7. Ein sehr kurzes, lang geschnäbeltes Gefäss von *Quercus oblongifolia* Torr.
- Fig. 8. Ein unregelmässig gefeldertes Gefäss aus *Quercus glabra* Thunbg.
- Fig. 9. Ein regelmässig gefeldertes Gefäss aus *Quercus oblongifolia* Torr.
- Fig. 10. Ein leiterförmig geportetes Gefäss aus *Quercus lanuginosa* Don.
- Fig. 11. Ein leiterförmig durchbrochenes Gefäss aus *Quercus cuspidata* Thunbg.
- Fig. 12. Eine kugelige Thylle mit kegelförmigen Poren aus einem Gefäss von *Quercus stellata* Wang.

1) J. Möller berichtet l. c. p. 318 irrthümlich C. Sanio's Diagnose für das Holz von *Castanea vesca*. Wie ich mich überzeugt habe, fehlen letzterer Art weder Holzstumpfpzellen noch Uebergangszellen (Tracheiden). C. Sanio's Diagnose hp + l (t + G) bleibt zu Recht bestehen.

Fig. 13. Eine Thyllie mit Stärkekörnern aus einem Gefäss von *Quercus Kelloggii* Newb.

Fig. 14 a, b. Gefässe, c. Uebergangszelle aus *Quercus oblongifolia* Torr.

Fig. 15 a b. Uebergangszellen aus macerirtem Material von *Quercus pedunculata* Ehrh.

a stellt eine ganze Uebergangszelle dar 1:150.

b zeigt nur das eine Ende einer solchen Zelle vergrössert 1:450.

Fig. 16. Uebergangszellen neben Holzstumpfzellen mit seitlichen Fortsätzen

a bei *Quercus Phellos* L.

b bei *Q. pedunculata* Ehrh.

u = Uebergangszelle.

st = Stumpfzelle.

Fig. 17. Gabelig getheiltes Ende einer Uebergangszelle aus *Quercus lanuginosa* Don.

Fig. 18 a. b. Holzspitzzellen mit gabelig getheiltem Ende

a aus *Quercus pedunculata* Ehrh.,

b - *Quercus pedunculata* Ehrh., die bei Frechem unweit Köln in angeblich römischen Bädern gefunden wurde. Das Zellende  $\alpha$  steckte in einem entsprechenden Loche  $\beta$  des nebenan gezeichneten verbreiterten Endes einer anderen Holzspitzzelle.

Fig. 19. Dreigabeliges Ende einer Holzspitzzelle aus macerirtem Material von *Quercus Kelloggii* Newb.

Fig. 20 Buchtig gezähntes Ende einer Holzspitzzelle mit senkrechten Spalt-  
poren aus dem Stamme von *Quercus lanuginosa* Don

Fig. 21 a. b. Holzspitzzellen aus *Quercus Cerris* L.

a Holzspitz- und Holzstumpfzelle von einem anstossenden Markstrahl gebogen.

b Doppelt gekniete Holzspitzzelle.

Fig. 22 a. b. Stumpfzellen aus *Quercus Kelloggii* Newb.

a stellt zwei bei v in Verbindung stehende Stumpfzellen st dar, die oben durch Markstrahlzellen m getrennt sind.

b Zwei Stumpfzellen, von denen die untere st<sub>2</sub> seitliche Fortsätze zeigt.

Fig. 23. Eine Stumpfzelle mit seitlichen Fortsätzen aus *Quercus cuspidata* Thunb.

Fig. 24 a. b. Aehnliche Stumpfzellen aus *Quercus pedunculata* Ehrh.

Fig. 24 c. Zwei Stumpfzellen aus *Quercus lyrata* Walt. durch Fortsätze communicirend. Bei d ist die eine der communicirenden Zellen allein dargestellt („Conjugirtes Parenchym“ C. Sanio).

Fig. 25 Eine Stumpfzelle, die mit einem Gefäss durch elliptische Poren in Verbindung stand. Aus dem Stamm von *Quercus lanuginosa* Don.

Fig. 26 Holzspitzzellen aus *Quercus oblongifolia* Torr. an den Enden aneinander gedreht.

Fig. 27. Querschnitt von *Quercus alba* L. stellt dar den Theil eines Jahresringes zwischen zwei grossen Markstrahlen MM'. Oben bei a grenzt der Jahresring an den nächst jüngeren, der auf der Zeichnung fehlt und unten bei b an den nächst älteren, der ebenfalls nicht gezeichnet ist.

G: Grosse Gefässe des Frühlingsholzes, umgeben von weitlichtigen Uebergangs-, Holzspitz- und einigen Holzstumpfzellen. Die meisten grossen Gefässe enthalten Thyllen.

**g:** Kleine Gefässe des Herbstholzes im mittleren Theile des Jahresringes in **schmalen radialen Zügen** angeordnet, welche gegen das Herbstholz an Breite **zunehmen** und an der Grenze des letzteren bei **g'** zur Vereinigung gelangen. Ihre **Umgebung** wird aus denselben Zellarten gebildet wie die der grossen Gefässe.

**h:** Holzspitzzellen werden nur angedeutet und bilden die helleren Stellen **zwischen den radialen Zügen** kleiner Gefässe.

**st:** Holzstumpfpzellen in bogig verlaufenden tangentialen Reihen, die zuweilen **kürzer, zuweilen länger** sind.

**m:** Kleine Markstrahlen zwischen den grossen Gefässen bogig verlaufend

**Anmerkung:** *Quercus alba* mit den dichtstehenden engen kleinen Gefässen im Herbstholz veranschaulicht den inneren Bau der amerikanischen „White-Oaks“ am besten.

**Fig. 28.** Querschnitt von *Quercus Phellos* L. stellt den Theil eines Jahresringes zwischen zwei grossen Markstrahlen **MM'** dar.

**a** und **b** wie in voriger Figur.

**G:** Grosse Gefässe des Frühlingsholzes. Dieselben lassen bereits eine **Gruppierung** erkennen.

**g:** Kleine Gefässe bilden lange schmale Reihen und radial gestreckte Gruppen **gr.** Die kleinen Gefässe sind hier weiter als bei voriger Art und stehen in den **Reihen** radial weiter von einander ab. Sie werden ebenfalls wie die grossen Gefässe von Uebergangs- und Stumpfpzellen umgeben.

**h** wie in voriger Figur.

**st:** Holzstumpfpzellen in meist maschenartiger Anordnung oder in **vereinzelten Gruppen.** Die **tangentiale** Anordnung derselben gelangt hier nicht zum Ausdruck.

**m:** Kleine Markstrahlen.

**Anmerkung:** *Quercus Phellos* gehört den „Black-Oaks“ an und unterscheidet sich von den „White-Oaks“ besonders durch die **weiten entfernt stehenden** kleinen Gefässe. *Q. Phellos* repräsentirt den **Typus** der „Black-Oaks“.

**Fig. 29.** Querschnitt von *Quercus dilatata* Lindl.

**Mg Mg':** Gruppen von 2—4 Zellen breiten Markstrahlen an Stellen von **gewöhnlichen breiten Markstrahlen.**

**G:** Gefässe einerlei Weite wie bei den meisten immergrünen Eichen. Ihre **Gruppen** sind zerstreut und zeigen eine radiale Anordnung nur schwach.

**G':** Ein Gefäss in der Markstrahlgruppe **Mg.**

**Gt:** Ein Gefäss mit Thyllen.

**h, st und m:** wie in Fig. 27.

**Fig. 30.** Querschnitt von *Castanopsis indica* Alph. DeC.

**G:** Gefäss, tangential zusammengedrückt.

**Gz:** Ein radialer Gefässzug, der einen bogigen oder geschlängelten Verlauf zeigt.

**Gg:** Eine Gruppe radial angeordneter Gefässe.

**h:** wie in voriger Figur.

**st':** Stumpfpzellen in tangentialen Reihen angeordnet.

**st'':** Stumpfpzellen in maschenartiger Anordnung.

**m:** Kleine Markstrahlen, wie sie auch bei *Castanopsis chrysophylla* Alph. DeC. und *Castanea vesca* Gärtn. vorkommen.

# Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen.

Von

**Friedrich Johow.**

---

Die folgenden Zeilen befassen sich mit einigen Eigenschaften der Laubblätter tropischer Gewächse, welche eine Beeinflussung durch klimatische oder Standortsverhältnisse erkennen lassen. Die mitgetheilten Beobachtungen hat der Verfasser bereits in der ersten Hälfte des verflossenen Jahres gelegentlich eines mehrmonatlichen Aufenthalts auf den kleinen Antillen angestellt, und zwar unabhängig von der während jener Zeit erschienenen Publication von E. Stahl<sup>1)</sup> „Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter“, einer Arbeit, deren Resultate mit den im Folgenden darzustellenden Ergebnissen in mancher Hinsicht eine grosse Uebereinstimmung aufweisen. Beeinflusst waren die folgenden Untersuchungen hingegen durch die frühere Mittheilung von Stahl in der Botanischen Zeitung 1880<sup>2)</sup> sowie durch die neueren Untersuchungen von Pick<sup>3)</sup> und Berthold<sup>4)</sup>. In der vorliegenden

---

1) Separ.-Abdr. aus der Zeitschrift für Naturwissenschaft XVI. N. F. IX, 1. 2.

2) Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationsgewebes.

3) Beiträge zur Kenntniss des assimilirenden Gewebes armlaubiger Pflanzen. Diss., Bonn 1881. — Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Centralblatt, Bd. XI, No. 10—11. — Ueber die Bedeutung des rothen Farbstoffes bei den Phanerogamen. Bot. Centralblatt, Bd. XVI, No. 9—12.

4) Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb., Bd. XIII, p. 569 ff.



Darstellung, welche mit nur formalen Aenderungen dem in West-Indien geführten Tagebuche des Verfassers entnommen ist, findet man deshalb neben älteren Abhandlungen nur die letztgenannten Arbeiten berücksichtigt, während auf die neueste Abhandlung von Stahl noch nicht Bezug genommen worden ist. Hoffentlich wird die weitgehende Uebereinstimmung vieler Ergebnisse mit den Befunden von Stahl dem vorliegenden Aufsatz nicht als überflüssig erscheinen lassen. Kann doch die Beibringung neuen, in einer fremden Flora gewonnenen Beobachtungsmaterials vielleicht dazu beitragen, unsere Kenntnisse auf diesem noch so wenig behandelten Gebiete zu sichern und zu ergänzen.

Diejenigen physiologischen Prozesse in den Laubblättern, welche durch die Beleuchtungsverhältnisse des Standorts wesentlich beeinflusst werden können, sind die Vorgänge in den Chlorophyllkörpern, der Transport der Kohlehydrate und die Transpiration. Für die Assimilation und die Regenerirung des Chlorophyllfarbstoffes giebt es, wie wir wissen, ein für jede Pflanzenart bestimmtes Optimum der Beleuchtung; die Umwandlung der Stärke in Glycose ist, wie neuerdings H. Pick gezeigt hat, nicht allein von der Menge, sondern auch von der Beschaffenheit des Lichtes in hohem Grade abhängig, und die Transpiration wird, wie ohne weiteres erhellt, durch die Wärmestrahlen in erster Linie beeinflusst. Wir werden demgemäss in den Eigenschaften der Laubblätter dreierlei Kategorien von Anpassungen an die Insulationsbedingungen des Standortes erkennen können, welche sich entweder als spezifische, durch Vererbung fixirte Eigenthümlichkeiten der Pflanzenart oder als variable, nach den Standortsbedingungen des Individuums oder selbst des einzelnen Laubblattes wechselnde Charaktere darstellen werden. Bei einseitiger Rücksichtnahme auf die Standorte mit starker Insolation können wir jene Erscheinungen auch als Schutzeinrichtungen der Laubblätter gegen intensive Besonnung bezeichnen. Es sei nun gestattet, einige der hierher gehörigen Anpassungen nach den aufgestellten Gesichtspunkten zu betrachten.

# I. Anpassungen der Laubblätter an Standorte verschiedener Beleuchtungsintensität mit Rücksicht auf die Vorgänge in den Chlorophyllkörpern.

Die Zerstörbarkeit des Chlorophyllfarbstoffes in der Pflanze unter dem Einfluss intensiver Beleuchtung ist schon seit langer Zeit bekannt; einer eingehenden Untersuchung ist sie zuletzt durch Wiesner<sup>1)</sup> und Pringsheim<sup>2)</sup> unterzogen worden. Wir müssen nach Ersterem annehmen, dass innerhalb der normalen Lichtintensitäten eine gleichzeitige Bildung und Zerstörung des Chlorophylls in der Pflanze stattfindet, und dass die jedesmalige Chlorophyllmenge die Differenz zwischen dem gebildeten und dem zerstörten Chlorophyll in der Pflanze ist. Pringsheim hält es hingegen für wahrscheinlich, dass nur bei abnorm gesteigerten Lichtintensitäten eine Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes erfolge.

Welcher Art der zerstörende Einfluss des Lichtes ist, ob dasselbe wie bei anderen chemischen Vorgängen direct zersetzend auf das Chlorophyll einwirkt, oder ob es erst die Entstehung eines Körpers veranlasst, welcher seinerseits eine zersetzende Wirkung ausübt, oder ob endlich beiderlei Wirkungsweisen sich combiniren, ist vor der Hand noch unentschieden. Bedenken wir jedoch, dass nur bei Gegenwart von Sauerstoff sich der zerstörende Einfluss des Lichtes geltend macht und dass Lösungen von Chlorophyll in Terpentinöl sich auch im Dunkeln verfärben (ebenso wie eine verdunkelte Pflanze allmählich ihres Chlorophylls verlustig geht), so erscheint uns die zweite der obigen Hypothesen am annehmbarsten. Nicht das Licht zersetzt das Chlorophyll, sondern der Sauerstoff und das Licht wirkt wesentlich nur dadurch, dass es das Freiwerden des Sauerstoffes aus dem Lösungsmittel begünstigt oder dass es in der lebenden Pflanze den Sauerstoff durch den Assimilationsprocess erzeugt.

Mit dieser Annahme, welche übrigens auch mit Pringsheim's

1) Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze. Sep.-Abdr. aus der Festschrift zur Feier des 25jährigen Bestehens der k. k. botanischen Gesellsch. in Wien. 1876.

2) Siehe unter anderen zahlreichen Aufsätzen Pringsheim's über Lichtwirkungen die zusammenfassende Darstellung in den Jahrbüchern Bd. XIII, p. 412ff

Befunden zu vereinbaren ist, lässt sich die Thatsache leicht in Einklang bringen, dass das Chlorophyll solcher Gewächse, welche an schattige Standorte angepasst sind, leichter im intensiven Licht zerstört wird als dasjenige typischer Sonnenpflanzen, und dass das Chlorophyll jugendlicher, noch nicht völlig ergrünter Organe ebenso wie dasjenige etiolirt gewesener und noch nicht satt ergrünter Pflanzenglieder der Zerstörung in besonders hohem Grade ausgesetzt ist. Denn bei solchen Organen, welche wie jene auf niedere Lichtintensitäten gestimmt sind, müssen die Cardinalpunkte der Assimilation niedriger liegen als bei solchen, welche an hohe Lichtintensitäten angepasst sind, und die Sauerstoffentwicklung jener wird schon bei relativ niedrigen Lichtintensitäten das Optimum in Bezug auf die Chlorophyllregenerirung überschreiten. Die Geschwindigkeit der Ergänzung des durch den Sauerstoff zerstörten Chlorophylls ist nämlich, wie wir annehmen müssen, eine begrenzte; es wird daher bei sehr lebhafter Assimilation und damit Hand in Hand gehender Zerstörung des Chlorophylls eine Abnahme des letzteren in der Pflanze erfolgen müssen. Da nun wiederum die Abnahme des Chlorophyllfarbstoffes eine Herabsetzung der Assimulationsgrösse zur Folge haben wird, so steht das Optimum der Beleuchtung für die Assimilation in innigstem Zusammenhange mit dem Optimum der Beleuchtung für die Chlorophyllregeneration, und eine Einrichtung zum Schutze des Chlorophylls wird daher mit einer Einrichtung zur Herabsetzung der Assimulationsgrösse zusammenfallen.

#### 1. Schutzmittel jugendlicher Organe gegen intensives Licht.

Da, wie bereits erwähnt, das Chlorophyll jugendlicher, noch nicht völlig ergrünter Organe unter dem Einfluss des Lichtes leichter zerstört wird als dasjenige erwachsener Organe, werden wir zunächst bei den jungen, eben aus der Knospe tretenden Laubblättern solcher Gewächse, welche typische Bewohner sonniger Standorte sind, natürliche Einrichtungen erwarten können, durch welche einer intensiven Beleuchtung vorgebeugt wird.

Die hier einschlägigen Erscheinungen hat Wiesner in seiner oben citirten Abhandlung bereits so erschöpfend behandelt, dass ich auf weitere eingehende Beobachtungen in dieser Richtung ver-

zichten zu können glaubte. Der Vollständigkeit halber seien die Ergebnisse jenes Forschers hier in Kürze angeführt und dabei bemerkt, dass auch bei den von mir untersuchten tropischen Gewächse die von Wiesner beobachteten Erscheinungen in prägnanter Weise hervortreten. Wiesner<sup>1)</sup> findet, dass die jugendlichen Blätter häufig durch einen dichten Haarfilz vor der Einwirkung des Lichtes geschützt sind, dass in den meisten Fällen die Faltung oder Eiröllung der aus der Knospenlage tretenden Blätter sich als ein für das Ergrünen günstiger Umstand erweist, dass ferner die oft zu beobachtende Schräg- oder Parallelstellung der jungen Blattfläche gegen die Richtung des einfallenden Lichtes die Menge desselbe erheblich vermindert, und dass endlich bei vielen Pflanzen die jüngsten Laubblätter entweder durch ältere Blätter oder durch besonders deckende Organe, wie Stengelhaare, eigene und fremde Nebenblätter chlorophylllose oder chlorophyllarme Scheiden u. dergl. beschattet werden.<sup>2)</sup>

Obwohl viele dieser Einrichtungen unzweifelhaft auch andere biologischen Zwecken dienlich sind, dürfte ihre Bedeutung als Schutzmittel gegen intensive Beleuchtung doch hinreichend sicher gestellt sein, da Versuche mit jugendlichen Blättern, welche jener Einrichtungen beraubt werden, eine schädliche Einwirkung des Lichtes an solche Organe bekunden.

## 2. Beziehungen der Eigenschaften erwachsener Assimilationsorgane zu der Beleuchtungsintensität des Standortes.

In ähnlicher Weise wie die jugendlichen Blätter zu den völlig ergrüntem verhalten sich in Bezug auf die Lichtempfindlichkeit die Chlorophylls auch die im Schatten erwachsenen Blätter zu den Sonnenblättern. Es wird uns deshalb nicht auffallend erscheinen wenn wir analoge Schutzeinrichtungen wie bei den jugendlichen Blättern auch bei den erwachsenen Sonnenblättern wiederfinden. Sie schützen sich nach Wiesner<sup>3)</sup> die in der Sonne entwickelten Blätter

1) l. c. p. 22—30.

2) S. auch die analogen Beobachtungen Berthold's an Meeresalgen p. 675 ff.

3) l. c. p. 23.



mancher Moose (*Funaria hygrometrica*, *Bryum argenteum*) und auch krautartiger Phanerogamen (*Lysimachia Nummularia*) durch eine vergleichsweise sehr dichtgedrängte und zur Lichtquelle schräge Stellung; so haben die Leguminosen in den nach der Beleuchtungsintensität regulirbaren Bewegung ihrer Blattsiedern ein wirksames Mittel, um den schädlichen Einfluss des Lichtes für die zu stark exponirten Blätter abzuschwächen.

Einen sehr wichtigen, auf Anpassung an verschiedene Lichtintensitäten zurückzuführenden Unterschied in dem anatomischen Bau der Sonnen- und Schattenblätter entdeckten vor Kurzem E. Stahl<sup>1)</sup> und H. Pick<sup>2)</sup>, welche nachwiesen, dass die Form der Zellen des Assimilationsgewebes in hohem Grade abhängig ist von den Standortsverhältnissen, so zwar, dass die langgestreckte Palissadenform vorwiegend bei starken, die rundliche Schwammparenchymform hingegen bei schwachen Lichtintensitäten zur Ausbildung kommt. Dieser Unterschied im anatomischen Bau der Blätter steht in innigem Zusammenhange mit den Gestalts- und Ortsveränderungen, welche die Chlorophyllkörper bekanntlich unter dem Einfluss der Insolation oder Beschattung erleiden. Durch die Palissadenform wird die Profilstellung, durch die Schwammparenchymform die Flächenstellung der Chlorophyllkörper erleichtert.

Nach Stahl ist auch die Verschiedenheit der Structur des Assimilationsparenchyms von Blattober- und Blattunterseite auf die verschiedene Intensität der Beleuchtung beider Seiten zurückzuführen; nach Pick ist ferner nicht allein die Gestalt, sondern auch die Orientirung der Palissadenzellen bis zu gewissem Grade durch das Licht bedingt, indem die Längsaxe der Zellen sich möglichst parallel zum einfallenden Lichte zu stellen pflegt und daher je nach der natürlichen Lage des Organs eine zur Oberfläche desselben senkrechte oder schräge Stellung einnimmt.

Dieselben Unterschiede im anatomischen Bau, welchen wir bei Sonnen- und Schattenblättern desselben Individuums beziehungsweise den Sonnen- und Schattenindividuen derselben Art begegnen, treten nach Stahl und Pick in noch auffälligerer Weise entgegen,

1) l. c.

2) l. c. Botan. Centr.-Bl. Bd. XI.

wenn wir die Blätter specifisch verschiedener Pflanzen, welche ausschliesslich entweder an sonnigen oder an schattigen Standorten gedeihen, mit einander vergleichen. Was in jenem Fall von den individuellen Verhältnissen des Standorts abhängig und einer Varietät innerhalb ziemlich weiter Grenzen fähig ist, ist bei den einseitig angepassten („typischen“) Sonnen- und Schattenpflanzen zu einer fixirten Eigenthümlichkeit der Species geworden, welche entweder gar keine oder nur sehr geringen Abänderungen unterworfen ist.

In der Erwartung, dass ausser den angeführten noch andere anatomische und habituelle Eigenschaften der Laubblätter eine Beeinflussung durch die Beleuchtungsverhältnisse erkennen lassen würden, lenkte ich gelegentlich eines längeren Aufenthaltes in den Tropen meine Aufmerksamkeit dem genannten Gegenstande zu; wobei ich von dem Gedanken ausging, dass in den Ländern zwischen den Wendekreisen mit der grössten Menge des die Blätter treffenden directen Sonnenlichtes<sup>1)</sup> sowie mit der langen Lebensdauer der meisten Laubblätter voraussichtlich auch möglichst vollkommene Schutzeinrichtungen und Anpassungen an die Standortverhältnisse Hand in Hand gehen würden. Ich entnehme meinem Reise-Tagebuche die folgenden Beobachtungen, welche sich auf eine grössere Anzahl tropischer Bäume und von krautigen Gewächsen besonders auf die Vertreter der Strand- und Küstenflora beziehen.

a) Habituelle, der Pflanzenart eigenthümliche Blattlagen gegen den Horizont.

In der auch für die jugendlichen Blätter bedeutsamen Abhängigkeit der Beleuchtungsintensität von der physikalischen Stellung der bestrahlten Fläche ist die Möglichkeit zu mannigfachen Anpassungen

---

1) Die Intensität der Sonnenstrahlung ändert sich bekanntlich mit dem Cosinus der geographischen Breite. Ein unter dem Aequator horizontal ausbreitetes Blatt würde also beispielsweise um 12 Uhr Mittags zur Zeit der Aequinoctien die doppelte Strahlenmenge erhalten wie ein unter 60° n. Br. (also eben in St. Petersburg) in gleicher Lage befindliches Blatt (wenn man absieht von der Steigerung der diffusen Strahlung in den höheren Breiten, welche durch die stärkere Absorption des Lichtes bei schräger Passirung des Luftkreises wieder ausgeglichen wird.)

sungen an hohe Lichtintensitäten gegeben, deren gemeinsames Princip die Schrägstellung der Blattsubstanz gegen die Verticale ist.

Die einfachste Erscheinung dieser Art, welche ich bei tropischen Gewächsen zu beobachten Gelegenheit hatte, besteht in einer der Pflanzenart eigenthümlichen, fixen Profilstellung der gesammten Blattspalte.

Die „fixe Lichtlage“ der Laubblätter ist, wie bekannt, bei der Mehrzahl unserer einheimischen Gewächse eine solche, dass die Oberseite normal zur Richtung des einfallenden Lichtes orientirt ist. Um diese Erscheinung physiologisch zu erklären, schreibt man entweder den Blättern transversalen Heliotropismus zu oder nimmt an, dass ihre Stellung durch combinirte Einwirkung von Geotropismus, Heliotropismus, Epinastie, Hyponastie und Schwere bewirkt werde. Ausnahmen von der obigen Regel sind in unserer Flora relativ selten; die Compasspflanze *Lactuca Scariola* mit ihren genau vertical gerichteten Blattspalten stellt vielleicht den einzigen prägnanten Fall dieser Art dar. Von exotischen Gewächsen sind die neuholländischen *Acacien* mit ihren verticalen Phyllodien sowie manche *Ficus*-Arten mit abwärts gerichteten Blattspalten häufig genannte Beispiele.

Unter den Bäumen des tropischen Amerika sind nun solche mit schräg oder vertical gestellten Laubblättern ausserordentlich verbreitete Erscheinungen. Die mechanischen Mittel, wodurch diese Lichtlage erzielt wird, sind dabei je nach der Species sehr verschieden. Entweder sind die Blätter bei steiler Stellung der Zweige von Jugend auf in starrer Lage schräg nach oben gerichtet oder sie erhalten durch Aufwärtskrümmungen, Abwärtskrümmungen oder Torsionen der Blattstiele eine schräge oder verticale Stellung gegen den Horizont, oder endlich sie hängen wegen Mangels von jeglichem Heliotropismus und von hinreichender Biegeelasticität der Blattstiele schlaff nach unten.

In dem ersterwähnten Sinne sind die Blätter zahlreicher Vertreter der Lorbeer- und Olivenform orientirt. Als besonders auffällige Beispiele seien die Sapoteen (*Lucuma Mammosa*, *Sapota Achras*, *Chrysophyllum Cainito*), deren steil nach oben strebendes Gezweig mit dichten Büscheln fast vertical stehender Blätter besetzt ist, so dass der ganze Baum einen starren, fast besenartigen Complex darstellt, sei ferner *Coccoloba uvifera* genannt, ein am Strande



der kleinen Antillen häufig wachsender Baum aus der Familie der Polygoneen, dessen breite, lederharte Blätter in steiler unbeweglich Lage an den aufwärts gekrümmten Spitzen horizontaler Zweige stehen.

Steil nach oben gerichtete Blätter hat ferner der Baum des Reisenden, *Ravenala madagascarensis* (cultivirt auf Trinidad), und manche Gramineen, wie *Arundo saccharoides*, *occidentalis* u. s. w., welche im Habitus dem Baum des Reisenden ähneln. Von kleineren krautigen Gewächsen schliessen sich zahlreiche Liliaceen, Amaryllidee und Bromeliaceen hier an.

Der Fall, dass die Blätter durch Aufwärtskrümmungen der Blattstiele in eine genau verticale Stellung gebracht werden, tritt uns in auffälligster Weise bei den Mangrove-bildenden Bäumen (*Rhizophora Mangle*, *Avicennia nitida*, *Conocarpus erecta*) entgegen. Die eigenthümliche Physiognomie der Mangrove-Wälder wird durch diese sehr charakteristische Erscheinung zum grossen Theil mitbedingt.

Dass die Blätter durch stärkeres Wachsthum der Oberseite der Blattstiele nach unten gebogen und dadurch in eine zum Liegenden schräge Stellung gebracht werden, ist ein relativ seltener Fall. Ausgezeichneter Weise lässt sich derselbe bei einigen *Dalechampia* Arten (z. B. bei der auch in Gewächshäusern cultivirten *D. Roezliana*) beobachten. Die Rückwärtskrümmung des Blattstiels tritt hier gleich nach der Entfaltung des Blattes ein und wird durch frühzeitig eintretende Verholzung ein für allemal fixirt.

Bei einigen Aroideen (*Dieffenbachia Seguine*, *Philodendron* Arten etc.) und Gramineen (*Olyra latifolia*, manche *Bambusaceae*) wird die Spreite dicht unter der Ansatzstelle am Petiolus oder wenn kein Blattstiel vorhanden ist, an der Grenze der Lamina und Scheide abwärts gekrümmt und auf diese Weise in eine genau verticale Stellung gebracht.

Schlaff nach unten hängende Laubblätter kommen manchmal schmalblättrigen Bäumen aus der Familie der Araliaceen (z. B. *Hedera pendula* auf Jamaica<sup>1)</sup>), ferner dem in den Tropen allverbreiteten Mangobaum (*Mangifera indica*) zu.

1) Auf Trinidad cultivirt.



Für die Erscheinung, dass die Schrägstellung der Blattspreiten durch Torsionen der Petioli erreicht wird, giebt der Cacao-Baum (*Theobroma Cacao*) ein ausgezeichnetes, auch in Gewächshäusern zu beobachtendes Beispiel ab. Die schiefe Lage der vollständig flach ausgespannten Blätter bedingt hier in ähnlicher Weise wie bei den Mangrove-Bäumen die senkrechte Blattstellung einen sehr charakteristischen Habitus der Bäume und trägt wohl vor Allem dazu bei, den Cacaohainen jenen eigenartigen „lichten Schatten“ zu verleihen, der schon in Humboldt's Schilderungen erwähnt wird.

In allen bisher genannten Fällen waren es ungetheilte Blattspreiten, deren Schrägstellung gegen den Horizont durch verschiedenerlei Mittel zu Stande kommt. In ganz ähnlicher Weise verhalten sich nun auch zahlreiche getheilte Blätter, nur dass hier nicht die Blattspreite in toto, sondern die einzelnen Blättchen jene Stellungen annehmen.

Bei den gefiederten Blättern, welche solche Erscheinungen zeigen, sind die Fiedern in der Regel um die Rhachis des Blattes als Axe schräg aufgerichtet, in selteneren Fällen hingegen nach unten zurückgeschlagen. Die erstere Einrichtung wird noch durch zahlreiche, an sonnigen Oertlichkeiten wachsende Palmen (besonders *Bactris*-Arten) und Cycadeen vor Augen geführt. Für andere Palmen (*Cocus nucifera*, *Calamus*-Arten) ist das entgegengesetzte Verhalten typisch. Abwärts gerichtete Pinnen haben auch *Averrhoa Bilimbi* (eine baumartige *Oxalidee*) und *Eperua falcata* (*Caesalpiniacee*).<sup>1)</sup>

Bei handförmig getheilten Blättern beobachten wir ebenfalls häufig eine gegen den Horizont schräge Stellung der Foliola. Dieselben sind dann in der Regel derartig orientirt, dass sie zusammen einen mit der Spitze nach unten gerichteten Kegel bilden, so bei manchen *Bignoniaceen* (*Tecoma pentaphylla*, *serratifolia* etc.) und *Capparideen* (*Cleome pentaphylla*). Im Gegensatz hierzu sind bei *Jatropha incisa* und bei *Sciadophyllum*-Arten die Blättchen nach unten zurückgeschlagen.

1) Beide cultivirt auf Trinidad.

b) **Beugungen und Faltungen der Spreite an sonnigen Standorten.**

Die sämmtlichen bisher besprochenen Erscheinungen, welche sich auf die Lichtlage der Laubblätter beziehen, stellen habituelle, durch Vererbung fixirte Eigenthümlichkeiten der Pflanzen dar, welche wir als Anpassungen an die hohe Lichtintensität der specifischen Standorte deuten können. Sie treten auch auf, wenn ein Individuum durch Zufall an einem schattigen Standort erwächst oder erleiden wenigstens nur Modificirungen zu Gunsten ausnahmsweise herrschender Bedingungen. Ziemlich variabel ist nur die zuletzt besprochene Schrägstellung der Foliola getheilter Blätter, indem man dieselben an schattigen Standorten auch in einer Ebene ausgebreitet finden kann.

Ungleich plastischer, weil nach der Beleuchtungsintensität des Standorts bei einzelnen Individuen oder einzelnen Blättern wechselnd, sind nun die Gestalten der Lamina selbst, wenn wir hierbei nicht die Umrisse, sondern die Orientirung der einzelnen Theile der Lamelle unter sich im Auge haben. Wie nämlich die Blattspreite als Ganzes in eine zum einfallenden Lichte schräge oder mit ihm parallele Stellung gebracht werden kann, so können auch einzelne Areale der grünen Blattsubstanz durch Beugungen oder Faltungen der Spreite in die Profilstellung versetzt werden.

Bei der Mehrzahl der mit einer ausgebildeten Mittelrippe versehenen Dicotylen-Blätter der westindischen Flora kommt eine Profilstellung dadurch zu Stande, dass die beiden Hälften der Lamina mit dem Mittelnerven eine muldenförmige oder keilförmige Figur bilden. Die Schattenblätter aller dieser Gewächse stellen im Gegensatz zu den Sonnenblättern flache, einheitliche Scheiben dar. Auf einige typische Beispiele für diese ungemein häufige Erscheinung hinzuweisen, seien die holzigen Euphorbiaceen *Hura crepitans* und *Jatropha Curcas* (mit muldenförmigen Blattspreiten), ferner *Brachyphyllum calycinum*, *Vangueria edulis*, *Couroupita guianensis* (mit umgekehrt-dachigen Sonnenblättern) genannt.

Liegt die Insertionsstelle der Spreite nicht am Rande, sondern an einem mittleren Punkte der Lamina (ein Fall, der immer mit strahliger Nervatur verbunden ist), so stellt das Sonnenblatt einen nach oben erweiterten Trichter, das Schattenblatt hingegen einen

re Lamelle dar. Als Beispiele hierfür mögen die Begonien  
ten.

Spreiten, die an sonnigen Standorten auf der Oberseite convex  
den, gehören wiederum zu den selteneren Vorkommnissen. Ich  
ne die Banane (*Musa paradisiaca* und *sapientum*), deren unge-  
ure Blattspreiten an besonnten Orten zu beiden Seiten des Mittel-  
rven schlaff nach unten hängen, im Schatten hingegen straff an-  
spannt erscheinen.

Dasselbe, was für Spreiten ungetheilter Blätter gilt, trifft auch  
r die Blättchen des gefiederten und handförmig getheilten Laubes  
. Erwähnt seien die im Querschnitt scharf V-förmigen Fiedern  
n *Chrysodium vulgare*, eines grossen, in sonnigen Sümpfen der  
iste von Trinidad wachsenden Farnkrauts, ferner die ^-förmig  
beugten Blattfiedern der Cocospalme. Unter den Bäumen mit  
ndförmig getheilten Blättern schliesst sich *Cecropia peltata* dem  
erhalten von *Chrysodium*, *Pachira aquatica* demjenigen der Cocos-  
lme an.

Bei Blättern, welche nicht eigentlich zusammengesetzt, sondern  
r mehr oder minder vollkommen fiederspaltig oder handförmig  
lappt sind, kehren analoge Erscheinungen bei den einzelnen Seg-  
enten wieder. So sind bei *Carica Papaya* und *Ricinus communis*  
a einzelnen Lappen des Sonnenblattes um die mittleren Rippen  
ch oben gekrümmt, haben also eine V-förmige Querschnittsfigur.

Besitzen die Spreiten oder ihre Theile keine besonders ausgezeich-  
ten Mittelrippen, sondern sind mehrere, parallel oder strahlig  
rlaufende Nerven vorhanden, so wird die Profilstellung der  
nnenblätter oft dadurch erzielt, dass das Blatt in parallele Falten  
legt wird, so zwar, dass die Nervatur die Kanten der einzelnen  
lten bildet. Der hierdurch gegebene Unterschied von Sonnen-  
nd Schattenblättern tritt am auffälligsten bei einigen breitblättrigen  
ramineen hervor. Die Querschnittsfigur der Blätter von *Panicum*  
lecatum (Trinidad) und *palmifolium* (Jamaica) ist an sonnigen  
andorten eine steil gebrochene Linie (^ ^ ^ ^), in tiefem Schatten  
ingegen eine annähernde Gerade ( ^ ^ ^ ^ )<sup>1)</sup>. Auch die Fächer-

1) Die Faltungen der Blätter der Gramineen und Cyperaceen sind von  
Schwendener (*Mechanisches Princip*, p. 104) als mechanische Einrichtungen

palmen bedürfen hier der Erwähnung. denn sie entfalten ihr blätter thatsächlich in weit geringerem Maasse, wenn directen Sonnenlichte getroffen werden, als wenn sie im schatten erwachsen. Die den Fächerpalmen ganz ähnliche *dovica*-Arten (*Cyclantheen*)<sup>1)</sup> haben als ausschliessliche Bewohner tiefen Urwaldschattens immer vollkommen entfaltete Fächer

Mit den aufgezählten Vorkommnissen ist die Fähigkeit Laubblätter, sich entsprechend den Beleuchtungsbedingungen Standorts mehr oder minder flach auszubreiten, keineswegs Eine weitere, hierher gehörige Erscheinung ist z. B. die, regelmässig fiederförmiger Nervatur die von je zwei Seiten eingeschlossene Blattsubstanz bei den Schattenblättern strapant, bei den Sonnenblättern hingegen nach oben convex ist. Als Vertreter dieses ausserordentlich häufigen Falles wir *Psidium Guava* (eine *Myrtacee*), *Hamelia patens* (eine *Malvacee*) und *Anacardium occidentale* (eine *Terebinthacee*).

Endlich kann die Fältelung der Blattsubstanz noch kleinerem Maassstabe durchgeführt sein. Die von den letzten zweigungen der Nervatur umschriebenen kleinen Parcellen Gewebes bilden dann an besonnten Standorten hohle, oben Hervorwölbungen, während sie an schattigen Localitäten sich ausbreiten. In prägnanter Weise tritt dieser Unterschied *Lantana Camara* (*Verbenacee*), *Cordia dasycephala*, *mar und sulcata* (*Boragineen*), *Tussacia pulchella* (*Gesneracee*), *ranthes aspera* (*Amarantacee*), *Malvastrum tricuspidatum* (*Malvacee*) und *Artanthe Schrademeyeri* (*Piperacee*) hervor.

Einige Gewächse, welche ausschliessliche Bewohner der beständig besonnten Standorte sind, zeichnen sich in ganz ragender Weise durch gekräuselte, runzelige Blätter aus, *tropium indicum* und *Stachytarpha cayennensis*, zwei auf gemeine Unkräuter, die daselbst an den heissesten und losesten Oertlichkeiten gedeihen. Zuweilen zeigt eine Schattenpflanze, welche einer im Allgemeinen krausblättrigen Gattung von

---

zur Erhöhung der Biegefestigkeit in Anspruch genommen worden. Indessen auch die hier behauptete Bedeutung zukommt, zeigt der Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenblättern.

1) In den Wäldern der Insel Dominica ausserordentlich häufig.



pflanzen angehört, offenbar in Folge ihres exceptionellen Standorts nicht krause, sondern ebene Blattflächen, so z. B. *Cordia ulmifolia* auf Dominica, ein im Gegensatz zu anderen strandbewohnenden Arten der Gattung in schattigen Thälern lebender Strauch.

c) Variationsbewegungen von Blättern als Schutzmittel gegen intensives Licht.

Die unter a) besprochenen Erscheinungen haben wir als specifische, durch Vererbung fixirte Anpassungen aufzufassen, welche nur zum Theil einer Modificirung durch die individuellen Standortverhältnisse fähig sind. Demgegenüber variiren die meisten der im letzten Abschnitt aufgezählten Einrichtungen in hohem Grade nach der Beleuchtungsintensität des Standorts, aber auch sie sind nach Abschluss der Entwicklung des einzelnen Blattes unabänderlich für dasselbe gegeben. Es leuchtet nun ein, dass eine grössere Vollkommenheit und Zweckdienlichkeit denjenigen Anpassungen zukommt, welche nicht allein den örtlichen, sondern auch den zeitlichen Verschiedenheiten der Beleuchtung Rechnung tragen und den Blättern je nach den tagesstündlichen Perioden der Besonnung eine dem Optimum möglichst nahe kommende Lichtmenge garantiren. Es sind dies die Variationsbewegungen der Blätter und Blattfiedern der Leguminosen, Oxalideen u. s. w., über deren Bedeutung für die Erhaltung des Chlorophylls hier einige Bemerkungen gestattet seien. Die genannten Organe stellen sich, wie bekannt, bei mässiger Beleuchtung senkrecht, bei starker Insolation hingegen parallel zum einfallenden Lichte.

Der Erste, welcher darauf hinwies, dass die in Rede stehenden Bewegungen auch eine Schutzeinrichtung gegen die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes durch das Licht bedeuten, war Wiesner<sup>1)</sup>, welcher zeigte, dass Fiederblättchen von *Robinia Pseudacacia*, wenn sie künstlich in einer zum einfallenden Lichte senkrechten Stellung fixirt werden, bei intensiver Insolation eine Zerstörung des Chlorophylls erleiden. Es gelang mir in West-Indien, das Gleiche für *Pithecolobium trapezifolium*, *Acacia macracantha* und *Cassia spectabilis* festzustellen.

1) l. c. p. 26 ff.

Die Leguminosen sind in tropischen Ländern an den Küsten und in sonnigen Ebenen unter den Vertretern der Strauch- und Baumvegetation die arten- und individuenreichste Gruppe. Die von der Intensität des Lichtes abhängigen Stellungsänderungen ihrer Blattfiedern bedingen daher einen eigenthümlichen, mit den Tagesstunden sich vollziehenden Wechsel in der Physiognomie der Landschaft.

Die Mittel, durch welche bei den Variationsbewegungen die Profilstellung der Lamina erreicht wird, sind fast ebenso mannigfaltig wie diejenigen, durch welche die fixe Lichtlage der Blätter (siehe unter a und b) zu Stande kommt. Auch hier handelt es sich um Aufwärtskrümmungen der Blatt- und Blättchenstiele, um Torsionen dieser Organe und um Faltungen der Spreiten.

Die ersteren beiden dieser Erscheinungen sind hinlänglich bekannt. Als Blattspreiten, welche im intensiven Lichte eine Hebung durch Aufwärtskrümmung des Stieles erfahren, nenne ich nur die Fiedern der doppelt zusammengesetzten Blätter vieler strandbewohnenden Acacien (wie *A. parvifolia*, *macracantha*, *Farnesiana*) und die Foliola der dreitheiligen Blätter vieler Papilionaceen, als solche welche durch Torsionen des Petiolus in die Profilstellung versetzt werden, die Pinnen der einfach gefiederten Blätter der zahlreichen westindischen *Cassia*-Arten und der sehr lichtempfindlichen *Aeschynomene sensitiva*.

Dass die Spreiten erwachsener Blätter sich unter dem Einfluss intensiver Beleuchtung um den Mittelnerven nach oben zusammenlegen können, um sich bei sinkender Lichtintensität wieder flach auszubreiten, ist meines Wissens bisher noch nicht beobachtet worden. Wir finden diesen Fall bei einigen westindischen *Caesalpinaceen*, den Gattungen *Bauhinia*, *Schnellia*, *Casparea* und Verwandten. Die Laubblätter dieser Pflanzen bestehen aus einer einfachen, am Ende tief herzförmig eingeschnittenen Spreite, welche am Ende des Blattstiels mit einem lebhaft agirenden Gelenk inserirt ist. Die zweilappige Spreite hat man wegen der Analogie mit verwandten Arten, welche gefiederte Blätter tragen, als ein mit den Vorderändern verwachsenes Fiederpaar gedeutet<sup>1)</sup>, eine Anschauung, die auch durch die besagte, eigenthümliche Variationsbewegung d-

1) Siehe Grisebach: *Flora of the British West Indian Islands*, p. 213.



Spreite gestützt wird. Die Faltung der Blattspreite um den Mittelnerven bewirkt nämlich eine gleiche Stellung der beiden Blatthälften, als sie bei zwei von einander getrennten Foliolis eintreten würde, wenn die Stielchen derselben eine Torsion nach oben und vorn erlitten. Genauere Untersuchungen über diese periodische Faltung der Blattspreiten war ich leider nicht in der Lage anzustellen. Hinzufügen möchte ich noch, dass auch bei einer Convolvulacee, der an allen tropischen Küsten zu findenden Geissfusswinde (*Ipomoea pes caprae*) die nämliche Erscheinung vorzukommen scheint. Wenigstens begegneten mir an dunkleren Tagen immer Pflanzen mit flacher entfalteten Blättern als bei unbewölktem Himmel.

Es sei schliesslich noch gestattet, auf ein bei den beweglichen Blättern weit verbreitetes, morphologisches Vorkommniss hinzuweisen, welchem vielleicht irgend eine zu den Stoffwechselprocessen in den Bewegungsorganen in Beziehung stehende physiologische Bedeutung zukommt. Ich meine die eigenthümlichen drüsigen Gebilde zahlreicher mit Variationsbewegungen der Laubblätter begabter Pflanzen: die schüsselförmigen oder lang-cylindrischen „Petiolar-drüsen“ der *Acacia*- und *Cassia*-Arten, die „drüsigen Blatzzähne“ von *Aeschynomene sensitiva* und anderen Leguminosen, die „drüsigen Flecke“ an den Enden der Blattstiele der *Erythrina*-Arten und auch der *Ipomoea pes caprae* (!), die grossen knopfförmigen Drüsen am Blattstiel der *Marantaceen* u. s. w. u. s. w. Die Anhäufung von Secret- oder Excretstoffen (Gerbstoff, Kalkoxalat) in den genannten Organen sowie ihr hauptsächliches oder vielleicht ausschliessliches Vorkommen an periodisch beweglichen Laubblättern legt den Gedanken nahe, dass wir es hier mit Organen zu thun haben, welche mit den Bewegungserscheinungen in irgend einem physiologischen Zusammenhang stehen. Diesen Zusammenhang thatsächlich festzustellen, bleibt freilich noch experimentellen Untersuchungen anheimgegeben.

#### d) Einfluss des Lichtes auf den anatomischen Bau der Laubblätter.

Was die Beziehungen des Baues des Assimilationsgewebes zu den während der Entwicklung des Blattes herrschenden Beleuchtungsbedingungen sowie die durch Vererbung fixirten anatomischen

Anpassungen an stark beleuchtete Standorte anlangt, so werden Angaben von Stahl und Pick nichts wesentlich neues zufügen. Ich kann aber auch für die tropischen Gewächse die oben erwähnte, von Stahl entdeckte Verschiedenheit der Organe der Schatten- und Sonnenblätter durchaus bestätigen. Ja die Form des Assimilationsparenchyms bei Bewohnern dieser Standorte tritt in den Tropen in einer besonders typisch prägnanten Ausbildung auf. Von Interesse dürfte sein, dass einige Farne (wie das oben genannte *Chrysodium vulgare* Nidad), obwohl diese Pflanzengruppe im Allgemeinen sehr viel Schwammparenchym besitzt, an sonnigen Localitäten ein dichtes Palissadengewebe entwickeln.

Dass es auch Ausnahmen von der Stahl'schen Regel zeigen, wie auch Stahl für Vertreter der deutschen Flora her eine Anzahl monocotyler Pflanzen, welche selbst an stark beleuchteten Oertlichkeiten flaches Schwammparenchym auf beiden Seiten der Blätter aufweisen, z. B. *Pancratium caribaeum*, *Amaryllis* und *tubispatha*. Auch bei succulenten Dicotylen (*Opuntia*, *laca*, *Bryophyllum*, *Talinum*) fand ich meist wenig entwickeltes Palissadengewebe.

Bekanntlich hat Pick die interessante Entdeckung gemacht, dass bei vertical oder schräg gestellten Assimilationsorganen die Palisadenzellen mit der Längsaxe in der Richtung des einfallenden Lichtes also schräg gegen die Oberfläche des Organs gestellt sind. Bei tropischen Gewächsen fand ich dies Verhalten zwar nicht für alle zutreffend (was wohl auf die geringere individuelle Anpassbarkeit mancher Pflanzen zurückzuführen ist), in einigen hingegen war es mit Deutlichkeit zu constatiren, so bei den aufwärts gerichteten Blättern von *Nidularium Caratas*, *elaeagnaceae*.

Ueber die unter dem Einfluss intensiver Beleuchtung stehenden Gestalts- und Ortsveränderungen der Chlorophyllorgane, welche hier als Einrichtungen zur Herabsetzung der Assimilationsgrösse zu erwähnen wären, habe ich eigene Beobachtung angestellt. Vom biologischen Standpunkt aus sind diese Veränderungen in dieselbe Kategorie von Erscheinungen zu stellen wie die Veränderungen der Form der Assimilationszellen und die oben behauptete



**Stellungen und Bewegungen der Blattspreiten.** Es handelt sich eben bei **allen** diesen Erscheinungen um die Profilstellung der Assimilationsorgane, als welche man entweder die Laubblätter oder die grünen Parenchymzellen oder die Chlorophyllkörper bezeichnen kann.

---

## II. Schutzeinrichtungen der leitenden Gewebe des Blattes gegen intensives Licht.

Die in neuester Zeit von H. Pick <sup>1)</sup> angestellten Untersuchungen „über die Bedeutung des rothen Farbstoffes bei den Phanerogamen“ haben es in hohem Grade wahrscheinlich gemacht, dass diesem besonders an leitenden Organen auftretenden Körper eine zu dem Transport der Kohlehydrate in Beziehung stehende, photochemische Function zukomme.

Es lässt sich nämlich nach Pick durch Experimente erweisen, dass intensive Beleuchtung der mit der Stärkeleitung betrauten Organe der Umwandlung der Stärke in Zucker verhindernd oder erschwerend entgegentritt. Als ein Mittel nun, diese schädliche Wirkung des Lichtes zur paralysiren, betrachtet Pick den rothen Farbstoff, dessen natürliches Vorkommen und photochemische Eigenschaften in der That für eine solche Bedeutung zu sprechen scheinen.<sup>2)</sup>

An den Laubblättern, mit deren Eigenschaften wir es hier ausschliesslich zu thun haben, tritt der rothe Farbstoff in der Jugend sehr häufig in der gesammten Epidermis, im erwachsenen Zustande hingegen besonders in der Nervatur, dem Blattrande und dem Petiolus auf. Beiderlei Vorkommnisse, die nach der Theorie von

---

1) Botan. Centralblatt, Bd. XVI, No. 9—12.

2) Dass übrigens dem rothen Farbstoff in extrafloralen Organen auch eine ganz andere biologische Bedeutung zukommen kann, habe ich in einem demnächst in dem Jahrb. d. königl. botan. Gartens zu Berlin erscheinenden Aufsatz zu zeigen gesucht.

Pick leicht verständlich sind, sei es gestattet, hier durch einige an tropischen Gewächsen gemachte Wahrnehmungen<sup>1)</sup> zu illustriren.

Sobald im Mai oder Juni auf den kleinen Antillen die trockene Jahreszeit durch den ersten Regen ihren plötzlichen Abschluss erreicht hat, treiben zahlreiche Bäume, darunter viele, welche während der verfloßenen, trockenen Vegetationsperiode ihre Belaubung gänzlich verloren hatten, in kürzester Frist (oft über Nacht) ihre neuen Blätter aus. Wie mit einem Schlage erscheint dann plötzlich die Landschaft in einem röthlichen Colorit, welches durch die Farbe der jungen Triebe der Bäume hervorgerufen wird. Besonders auffällig tritt diese Blattfärbung an den Cacao- und Mangobäumen hervor, deren Schösslinge anfangs in dichten, schweifähnlichen Büscheln schlaff nach unten hängen, sich aber bald aufrichten und ihre rothe Färbung mit der völligen Ausbildung der Blätter verlieren. Auch die jungen Triebe der Leguminosen, z. B. der Acacia- und Browne-Arten, zeigen sehr auffällige Rothfärbungen. Dass die Erscheinung durch das Licht bedingt ist, lehrt der Umstand, dass in denjenigen Fällen, wo die Beleuchtung der einzelnen Blätter eine verschiedene ist, die dem Licht am meisten exponirten (an den peripherischen Theilen des Baumes stehenden) Blätter auch die intensivste Rothfärbung, die beschatteten Blätter hingegen nur eine blassröthliche oder hellgrüne Farbe aufweisen. Besonders deutlich tritt dieser Unterschied bei *Coccoloba uvifera* und *Anacardium occidentale* hervor.

Von Interesse für die Frage nach der Bedeutung des rothen Farbstoffs ist vielleicht auch folgende an den Blättern von *Brachyphyllum calycinum* gemachte Beobachtung. Diese Pflanze, welche an sonnigen Lokalitäten in West-Indien zu den gemeinsten Kräutern gehört, vermehrt sich bekanntlich durch Adventivknospenbildung, welche in den Kerben der Laubblätter erfolgt.<sup>2)</sup> Sobald nun die jungen Pflänzchen an dem von der Mutterpflanze abgetrennten Blatt sich zu entwickeln beginnen, erscheint, falls das Blatt am Lichte

1) Von den Resultaten der Arbeiten von Pick war ich schon vor dem Erscheinen derselben durch die mir freundlichst nach West-Indien gesandten botanischen Mittheilungen des Verfassers unterrichtet.

2) Ueber den sehr merkwürdigen Verbreitungsmodus der Adventivknospen dieser Pflanze in der Natur gedenke ich an anderer Stelle einige Mittheilungen zu machen. (Zeitschrift „Kosmos“, Jahrg. 1884.)

liegt, rings um jede Blattkerbe ein Hof von roth gefärbten Zellen, welcher erst verschwindet, nachdem die in dem Mutterblatt vorhandenen und allmählich in die jungen Pflanzen übergehenden Assimilate aufgebraucht und die sich bewurzelnden Pflänzchen auf sich selbst angewiesen sind.

Die Rothfärbung der Nervatur und des Petiolus der Laubblätter ist bei Bewohnern sonniger Standorte auch in unserer Flora ein so verbreitetes und geläufiges Vorkommniss, dass ein blosser Hinweis darauf genügen wird. Eine grössere Anzahl typischer Beispiele findet man übrigens in der Abhandlung von Pick<sup>1)</sup> zusammengestellt. Hier sei nur noch in Kürze auf einige andere Erscheinungen eingegangen, welche vielleicht ebenfalls als Schutzeinrichtungen der leitenden Gewebe gegen intensives Licht gedeutet werden können.

Bekanntlich ist die Nervatur der meisten, nicht succulenten Dicotylen-Blätter derartig in der Lamina angeordnet, dass sie auf der Oberseite derselben in Furchen liegt, auf der Unterseite hingegen vorspringende Rippen und Leisten bildet. Diese Erscheinung ist von Schwendener<sup>2)</sup> und seinen Nachfolgern als eine rein mechanische, der Biegungsfestigkeit der Blattlamina dienende Einrichtung gedeutet worden, und es leuchtet in der That ein, dass durch jene Stellung des Blattskelettes auf der Unterseite die Tragfähigkeit desselben erhöht werden muss. Ohne deshalb dieser Erklärung irgendwie entgegen treten zu wollen, möchte ich doch auch in Erwägung dessen, dass die Nervatur ausser ihrer mechanischen Aufgabe noch die andere hat, den Transport der Kohlehydrate zu besorgen, die für den letzteren Process vortheilhaft wirkende Abschwächung der Lichtstrahlen, welche durch jene Anordnung der Nervatur bewirkt wird, beider biologischen Deutung dieser Erscheinung in Betracht gezogen wissen. Dem etwa hiergegen zu erhebenden Einwande, dass die kleinsten, netzartig anastomosirenden Nerven, welche doch ebenfalls als Leitgewebe zu fungiren haben, bei vielen Laubblättern keineswegs auf der Unterseite hervortreten, sondern mitten durch das Diachym verlaufen, wäre entgegenzuhalten, dass bei diesen Nerven schon durch ihre Einsenkung in das grüne Ge-

1) l. c. p. 8.

2) Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen, p. 156.

webe, welche für dickere Nerven nicht möglich wäre, ein hinreichender Schutz der leitenden Zellen gegen das Licht gegeben ist. Hervorzuheben sei auch, dass bei den Sonnenblättern, welche die oben geschilderten faltigen oder krausen Formen aufweisen, die Nervatur tiefer unter die Oberfläche des Blattes herabgerückt ist als bei den flach ausgebreiteten Schattenblättern.

Auch der Umstand, dass die Nervatur so oft durch eine dichte Haarbedeckung ausgezeichnet ist, während gleichzeitig die dazwischenliegenden Theile kahl erscheinen, ist vielleicht als eine Schutzvorrichtung gegen intensive Beleuchtung aufzufassen.

Uebrigens dürfte wie die Nervatur auch der periphere Rand der Blattspreite, selbst wenn keine Gefässbündel in seiner unmittelbaren Nähe verlaufen, in vielen Fällen als Bahn für die nach dem Blattstiel zu leitenden Stoffe benutzt werden. Es scheint mir nämlich hierfür der Umstand zu sprechen, dass bei Blättern sonniger Standorte am Blattrande ähnliche Vorrichtungen gegen intensive Beleuchtung anzutreffen sind wie an der Nervatur, nämlich einseits Rothfärbungen, andererseits Umbiegungen beziehungsweise Einkrümmungen nach der Unterseite. Beiderlei Erscheinungen, von denen die erstere z. B. bei *Bryophyllum calycinum*, *Begonia domingensis*, *Clusia rosea*, *Aeschynomene sensitiva*, *Achyranthes aspera*, die letztere bei *Artocarpus Tocouba*, *Hura crepitans*, *Jatropha incisa*, *Psidium Guava*, *Eperua falcata* in ausgesprochener Weise vorkommt, sind zweifellos durch das Licht bedingt, denn sie sind ausschliesslich bei den Sonnenblättern der betreffenden Gewächse zu beobachten und werden bei Schattenblättern gänzlich vermisst. Bei *Aeschynomene sensitiva*, deren sehr lichtempfindliche Blattfiedern sich bei directer Insolation durch Torsionen der Petioluli in die Profilstellung versetzen, ist dieser Stellung entsprechend die obere, dem Licht zugewandte Hälfte des Randes durch intensive Rothfärbung gegenüber der ungefärbten, unteren Hälfte des Randes ausgezeichnet.



### III. Anpassungen der Laubblätter an sonnige Standorte mit Rücksicht auf die Transpiration.

Die auf die Regulirung der Transpiration abzielenden Anpassungserscheinungen, welche die Bewohner sonniger Standorte gegenüber den Schattenpflanzen beziehungsweise die Sonnenblätter gegenüber den Schattenblättern aufweisen, zerfallen naturgemäss in zwei Kategorien, deren eine die Einrichtungen zur Herabsetzung der Transpirationsgrösse, deren andere hingegen die Einrichtungen zur Vervollkommenung des Wasserversorgungsapparates umfasst.

Eine weit verbreitete Eigenthümlichkeit der ersten Art, welche die Bewohner sonniger Standorte auszeichnet, besteht in der

#### a) Verkleinerung der transpirirenden Flächen.

Dieselbe sehen wir wiederum bei den verschiedenen Gewächsen auf verschiedene Weise zu Stande kommen. In manchen Fällen werden die Blattspreiten als die vorzugsweise transpirirenden Pflanzenglieder unter gleichzeitiger Ausbildung der Blattstiele oder Stengel theilweise oder gänzlich unterdrückt, in anderen Fällen wird die Belaubung während der trockenen Vegetationsperioden abgeworfen, in wieder anderen Fällen wird die Gestalt und gleichzeitig die Struktur der Blätter nach Maassgabe der herrschenden äusseren Bedingungen modificirt.

Von allen diesen Erscheinungen sind diejenigen, welche specifische, durch Vererbung fixirte Eigenthümlichkeiten der Sonnegewächse betreffen, so allgemein bekannt, dass ein Hinweis auf sie genügen wird. Man denke an die succulenten Caulome und Phyllome der Cacteen, Crassulaceen u. s. w., an die flachgedrückten, blattähnlichen und nadelförmigen Stengel vieler „armlaubiger“ Steppengewächse<sup>1)</sup>, an den theilweisen oder totalen Laubfall mancher Tropenbäume in der trockenen Jahreszeit.<sup>2)</sup>

1) S. besonders A. Tschirch: Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Halle 1881. — H. Pick: Beiträge zur Kenntniss des assimilirenden Gewebes armlaubiger Pflanzen. Inaug.-Dissert., Bonn 1881.

2) Ueber den letzten Punkt s. auch meinen oben citirten Aufsatz im Jahrbuch des Botan. Gartens zu Berlin, Bd. III.

Weniger bekannt dürften diejenigen Vorkommnisse sein, welche individuelle Anpassungen einzelner Pflanzen oder einzelner Organe darstellen. Hierher gehört als auffallendstes Beispiel die Unterdrückung der Laubblattspreite von *Rubus australis*. An schattigen Standorten besitzt diese Pflanze Blätter, welche in regelrechter Weise aus Spreite und Blattstiel bestehen; in der Sonne kommt hingegen nur der Petiolus sammt den Hauptrippen zur Entwicklung, die eigentliche Spreite wird gänzlich unterdrückt.<sup>1)</sup> Bei einer grossen Anzahl von Gewächsen, ja vielleicht bei allen, welche ausgebildete Laubblätter besitzen, ist ein Einfluss der Insolationsverhältnisse auf die Grössenentwicklung der Spreite deutlich erkennbar. Es wird nicht überflüssig sein, dieser zwar nicht unbekannten, aber in biologischer Beziehung bisher nicht genug gewürdigten Erscheinung einige Worte zu widmen.

Die Schattenblätter unterscheiden sich von den Sonnenblättern durchgehends durch eine grössere Flächenausdehnung und eine geringere Dicke, ein Verhältniss, welches den verschiedenen Transpirationsbedingungen der beiderlei Blätter natürlich am besten entsprechen muss, zumal da auch eine Verschiedenheit der inneren Structur mit den äusseren Formunterschieden Hand in Hand gehen pflegt. Die Sonnenblätter sind wegen der Palissadenform der assimilirenden Zellen im Allgemeinen dichter gebaut und weisen eine geringere Menge und Grösse der Intercellularräume auf als die aus Schwammparenchym bestehenden Schattenblätter.<sup>2)</sup> Sehr prägnant fand ich die angegebenen Differenzen bei *Artocarpus Tocou*. Die Sonnenblätter dieses Baumes haben bei beträchtlicher Dicke eine feste, lederige Beschaffenheit, die Schattenblätter weisen die doppel- bis dreifache Flächenausdehnung auf und sind papierartige, dünn lamellen von lockerem Bau. Von Kräutern, welche eine ähnliche Verschiedenheit in den Dimensionsverhältnissen beiderlei Blätter zeigen, seien drei succulente Dicotylen angeführt: *Bryophylla calycinum*, *Peperomia glabella* und *Philoxerus vermiculatus*. Letztere genannte Pflanze, ein kleines kriechendes Strandgewächs aus

1) Siehe F. W. Areschoug: Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, in Engler's Botan. Jahrbüchern, Bd. II. p. 522.

2) Areschoug, l. c. p. 519.

Familie der Amarantaceen, ist auch dadurch beachtenswerth, dass mit der Verschiedenheit der Dimensionsverhältnisse eine erhebliche Verschiedenheit der äusseren Gestalt bei Schatten- und Sonnenblättern Hand in Hand geht. Während nämlich an besonnten Standorten die Blätter eine cylindrische, drehrunde Gestalt besitzen, sind sie im Schatten, wo die Pflanze ausnahmsweise zuweilen zur Entwicklung kommt, scheibenförmig und relativ dünn.

Wie die Oberflächenverringering, so muss auch die

b) Profilstellung der Transpirationsorgane gegen die Richtung der Sonnenstrahlen

von grösstem Einfluss auf die Verdunstungsgrösse sein. Wir können daher alle diejenigen Einrichtungen, welche wir oben als Anpassungen an hohe Lichtintensitäten mit Rücksicht auf die Assimilation und Chlorophyllregenerirung erklärt haben, und welche auf Schräg- oder Parallelstellungen der Assimilationsorgane gegen das einfallende Licht beruhen, zugleich auch als Einrichtungen zur Herabsetzung der Transpiration in Anspruch nehmen. Hierbei ist freilich zu beachten, dass eine Anzahl der oben geschilderten Erscheinungen keineswegs auf Bewohner dürrer Oertlichkeiten beschränkt ist, wie ja intensive Besonnung und Trockenheit bei manchen Standorten, z. B. den Mangrove-Sümpfen, nicht zusammenfallen. Da wir aber durch Tschaplowitz<sup>1)</sup> wissen, dass auch bei hinreichender Wasserzufuhr eine allzu gesteigerte Transpiration für die Pflanze von Nachtheil sein kann (indem es nämlich ein Optimum der Verdunstungsgrösse mit Rücksicht auf die Assimilation giebt), so ist es durchaus nicht befremdend, auch bei den Bewohnern feuchter und gleichzeitig sonniger Standorte Einrichtungen anzutreffen, welche geeignet sind, die Transpirationsgrösse herabzusetzen. Immerhin dürfte wohl bei den Mangrove-Bäumen und anderen Sumpfgewächsen mit vertical gestellten Laubblättern diese Erscheinung in erster Linie als eine Anpassung an photochemische Lichtwirkungen zu betrachten sein.

Dass auch die von der Besonnungsintensität abhängigen Variationsbewegungen der Blattspreiten bei den Leguminosen u. s. w. als

1) Giebt es ein Transpirationsoptimum?, Bot. Zeitung 1883 No. 22.  
Jahrb. f. wiss. Botanik. XV.

Einrichtungen zur Regulirung der Transpiration aufgefasst werden können, leuchtet ein. Es giebt nun noch eine andere Art von periodisch auftretenden Bewegungen von Blattspreiten, deren biologische Bedeutung sogar ganz vorwiegend auf die Transpiration bezogen werden muss. Es sind dies die in neuerer Zeit von Tschirch studirten Einrollungserscheinungen bei den Blättern der Steppengräser. Indem ich die Befunde von Tschirch als bekannt voraussetze und darauf verweise, möchte ich im Anschluss daran noch einmal auf die oben geschilderte Gestaltsverschiedenheit der Schatte und Sonnenblätter von *Panicum sulcatum* aufmerksam machen und hinzufügen, dass diese Blätter auch die Fähigkeit besitzen, bei eintretendem Wassermangel sich in noch dichtere Falten zu legen als bei normaler Wasserzufuhr und dass diese periodischen Zusammenfaltungen und Ausbreitungen durch einen ganz analogen Mechanismus bewirkt werden als die Einrollungen und Aufrollungen bei den Blättern der typischen Steppengräser (nämlich durch Vermitteln der Zuhülfenahme besonderer „Gelenkzellen“, welche am Boden der Furchen in Längsstreifen angeordnet sind).

### c) Vor Verdunstung schützendes Integument.

Eine weitere Möglichkeit, sich vor übergroßem Wasserverlust durch Verdunstung zu schützen, ist den Bewohnern dürrender Standorte in der Herstellung eines geeigneten Integumentsystems gegeben. Was zunächst die Behaarung anbetrifft, deren Ausbildung nach den reichen Angaben von der Beschaffenheit des Standorts abhängig sein soll, so mag dieselbe in der That in manchen Fällen als eine Schutzvorrichtung gegen starke Verdunstung zu deuten sein, insonderheit mag die Behaarung der an Spaltöffnungen reichen Blattunterseite bei vielen Pflanzen eine solche Erklärung erfordern. Für eine große Anzahl stark behaarter Gewächse dürfte jedoch, wie auch Tschirch annimmt, die biologische Bedeutung der Behaarung darin liegen, dass sie einen zu raschen Temperaturwechsel des Pflanzenkörpers verhindert. Stark behaarte Gewächse sind dementsprechend besonders

1) Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Gräser, Pringsheim's Jahrb., Bd. XIII, Heft 3, 1882.

2) Beziehungen des anatomischen Baues etc., l. c. p. 152.



an Standorten beziehungsweise in Ländern zu finden, welche grossen und plötzlichen Schwankungen der Temperatur ausgesetzt sind (auf hohen Bergen, in heissen Steppengegenden u. dergl.). An tropischen Küsten (z. B. auf den westindischen Inseln), wo die Wärmestrahlung niemals eine solche Höhe erreicht, dass dadurch der Organismus der Pflanzen geschädigt werden könnte, wo hingegen oft eine sehr bedeutende mit Dürre verbundene Hitze herrscht, sind stark behaarte Gewächse nichts weniger als häufig.

Anders wie mit der Behaarung verhält es sich hingegen mit der Cuticula und den Cuticularschichten der Epidermiswände. Von diesen Gebilden lehrt der Versuch, dass sie für die Transpiration von entscheidender Bedeutung sind, und zeigt die Erfahrung, dass sie bei Bewohnern dürrender Standorte eine aussergewöhnlich reichliche Ausbildung erhalten. Eine ganz enorm entwickelte Cuticula oder starke Cuticularschichten fand ich beispielsweise bei manchen auf den Llanos von Venezuela lebenden Bäumen, welche eine sehr dürre Vegetationsperiode zu bestehen haben und während derselben nicht (wie die Leguminosen) ihre Belaubung abwerfen. Es sind dies der Chaparro-Baum (*Rhopala complicata*, eine Proteacee), ferner *Byrsosima crassifolia* (eine Malpighiacee) und *Anacardium occidentale* (eine Terebinthacee). Ueberhaupt sind stark entwickelte Cuticulae oder stark verdickte und cutinisirte Epidermiswände bei den tropischen Bäumen sehr verbreitet, was wohl in erster Linie mit den Bedingungen der Transpiration in den heissen Ländern zusammenhängt. Ausser den genannten Steppengewächsen sind noch *Mangifera indica*, *Capparis cynophallophora*, *Norantea guianensis*, *Terminalia Catappa*, *Lucuma Mammosa*, *Hedera pendula* durch jene Eigenschaft bemerkenswerth.

Was den Spaltöffnungsapparat, die Wachsüberzüge, die Concentration der Zellsäfte und andere durch die Standortsverhältnisse beeinflusste Attribute der Laubblätter anbetrifft, so verweise ich auf die ausführlichen, hauptsächlich die australische Flora berücksichtigenden Angaben von Tschirch<sup>1)</sup>, denen ich nichts Neues hinzuzufügen habe.

1) Citat siehe oben, p. 303.

## d) Verstärkung des Wasserversorgungsapparates.

Hingegen glaube ich zu der in letzter Zeit lebhaft ventilirte Frage nach der physiologischen Bedeutung des Hautgewebes einige Beobachtungen beibringen zu können, welche die schon von E. Pfitzer<sup>1)</sup> ausgesprochene und neuerdings durch Westermaier experimentell bestätigte Hypothese, wonach das Hautgewebe ein Wasserversorgungsapparat für das assimilirende Gewebe darstellen noch weiter zu stützen vermögen.

Eine fast durchgreifende Struktureigenthümlichkeit der Laubblätter tropischer Bäume, welche bei der Untersuchung sofort in die Augen springt, liegt in der vergleichsweise mächtigen und succulenten Ausbildung des Hautgewebes. Bei manchen Bäumen, welche Bewohner sonniger Standorte sind (z. B. bei *Coccoloba uvifera*, eine Polygonee auf dünnen Küstenstrichen von Dominica; *Byrsonima crassifolia*, einer Malpighiacee auf der Aripo-Savanne in Trinidad; *Crescentia Cujete*, dem in den Tropen allbekannten Calebassenbaum sowie bei mehreren sträuchigen und krautigen Epiphyten, welche durch ihre Lebensweise an trockene Substrate gebunden sind (Peperomien, *Psychotria*-Arten u. s. w.) erreicht die Epidermis oder was vom physiologischen Standpunkt damit gleichbedeutend ist, die Hypodermis-Schichten eine so bedeutende Mächtigkeit, dass sie dem grünen Gewebe an Stärke gleichkommen oder es selbst übertreffen. Die Epidermis der Blattoberseite von *Crescentia Cujete*, *Anacardium squamosum*, *Byrsonima crassifolia*, *Artanthe Schrademeyeri* besteht aus langen, senkrecht zur Oberfläche gestreckten Zellen, welche gerade ein Palissadengewebe bilden und nur stellenweise durch tangentialen Wänden getheilt erscheinen. In anderen Fällen finden wir eine typisch mehrschichtige Epidermis (so bei *Ficus*- und *Peperomia*-Arten, *Artanthe tuberculata*), in wieder anderen Fällen wird die Epidermis durch mächtige, wässerigen Saft führende Hypodermis-

1) Beiträge zur Kenntniss des Hautgewebes der Pflanzen. Pringsheim's Jahrb., Bd. VIII, p. 63 ff.

2) Untersuchung über den Bau und die Funktion des pflanzlichen Hautgewebes. Sitzungsber. der Königl. Preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, Sitzung der physik.-math. Classe vom 27. Juni 1882.

3) Siehe auch A. F. W. Schimper: Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten West-Indiens. Botan. Centralblatt 1884.

*schichten* verstärkt (so bei *Coccoloba uvifera* und den epiphytischen *Blakea*-, *Schlaegelia*-, *Psychotria*-, *Clusia*-Arten und Bromeliaceen, auch den meisten Commelyneen und Scitamineen).

Dass nun diese reichliche Ausbildung des Hautgewebesystems zur Wasserversorgung in Beziehung steht, dafür spricht schon der Umstand, dass dasselbe an der Oberseite des Blattes, also da, wo das eigentliche Assimilationsgewebe unmittelbar benachbart ist, fast ausnahmslos<sup>1)</sup> eine ungleich stärkere Ausbildung erfährt als diejenige der Unterseite. Es lässt sich nun durch folgendes Beispiel wahrscheinlich machen, dass diese Ungleichheit der Ausbildung entwicklungsgeschichtlich durch die Beleuchtung bedingt ist. *Commelyna elegans*, ein auf Trinidad an Wegrändern häufiges Unkraut, besitzt auf beiden Seiten der Laubblätter eine tiefe succulente Epidermis, welche auf der Oberseite ein wenig mächtiger entwickelt ist als auf der Unterseite. Den Laubblättern äusserlich ähnlich gestaltet sind die spathenähnlichen Blätter, welche nach oben zusammengefaltet die Inflorescenzen kahnförmig umfassen. Vergleichen wir nun im Querschnitt die beiderseitigen Epidermen der Spathen und der Laubblätter, so fällt uns bei den ersteren das im Vergleich mit den Laubblättern umgekehrte Verhältniss der Tiefe von oberer und unterer Epidermis in die Augen. Die Epidermis der morphologischen Unterseite ist bei der Spatha durch die Zusammenfaltung des Blattes dem Lichte ausgesetzt worden; sie hat sich dementsprechend erheblich vertieft und übertrifft nun die Epidermis der Oberseite, welche zur beschatteten Innenseite geworden ist, bedeutend an Mächtigkeit.

Einen deutlichen Einfluss der Besonnung oder Beschattung auf die Ausbildung des Hautgewebes habe ich auch bei *Artanthe Schrademeyeri* und mehreren unbestimmbaren *Ficus*-Arten wahrgenommen. Hier zeigt sich ein sehr beträchtlicher Unterschied in der Ausbildung des Hautgewebes bei Exemplaren, welche in der Sonne, und solchen, welche im tiefen Schatten erwachsen sind. Bei *Artanthe* wächst die Tiefe der Epidermiszellen proportional der Be-

1) Eine eigenthümliche Ausnahme macht *Philoxerus vermiculatus* (s. oben) dessen Blattstruktur überhaupt von allen bisher untersuchten Gewächsen abweicht; Eine mächtige Hypodermis nur auf der Unterseite bei einfacher, flacher Epidermis auf der Oberseite; Spaltöffnungen nur oben; die Epidermis der Oberseite nur auf der Innenwand verdickt u. s. w.





# den Einfluss des Rindendruckes auf die Beschaffenheit der Bastfasern der Dicotylen.

Von

**Dr. Franz v. Höhnelt.**

Honorardocent an der technischen Hochschule in Wien.

Mit Tafel XIII—XV.

---

iner vorläufigen Mittheilung über die Baumechanik derichen Zellmembran<sup>1)</sup> habe ich unter Anderem gezeigt, dass treifung der Bastfasern von Linum, Cannabis und anderen eine nachträgliche Erscheinung ist, die im Gefolge der Gerung steht.

eli, der sich zuerst näher mit der Ringstreifung der Bast-  
1 Linum befasste, nimmt an, dass diese Fasern gewisser-  
as Gliedern bestehen, die durch Knoten von einander ge-  
ad, und welche Glieder Längs- oder Schiefstreifung auf-  
führend die kurzen Knoten quergestreift sind. Hierbei ist  
fung“ im Nägeli'schen Sinne, also durch Wassergehalts-  
ung entstanden gedacht.

and nun, von anderen Grundanschauungen ausgehend, dass  
Ringstreifen und Knoten nichts anderes als Bruchstellen  
n sind, welche erst nach dem Auftreten des Cambiums  
und eine Folge der wechselnden, starken radialen Gewebe-

---

tan. Zeitung 1882, No. 36 u. 37. Beiträge zur Pflanzenanatomie und

spannung sind. Im Gefolge dieser treten Verschiebungen in der Richtung von Innen nach Aussen auf, die ganz localer Natur sind und sich daher im Längsverlaufe langer Fasern am Radialschnitte äussern müssen. Das Vorkommen dieser „Verschiebungen“ an Bastfasern hängt daher ganz wesentlich von der Grösse des Rindendruckes ab. Da dieser erst mit dem Auftreten des Cambiums erheblich wird, so wird voraussichtlich erst bei beginnendem Dickenzuwachs der in Rede stehende Einfluss auf die Bastfasern zur Geltung kommen können. Aber auch die Beschaffenheit der Fasern selbst wird voraussichtlich von Einfluss auf die Erscheinung sein. Feste, dicke und dabei kurze Bastfasern, wie z. B. die der Laurineen, mancher Cinchoneen u. s. w., werden keine Verschiebungen aufweisen können, während umgekehrt sehr dünne und lange Fasern sehr geneigt sein werden, die Eindrücke des umgebenden Gewebes aufzunehmen und als Verschiebungen zu äussern.

Es war mithin eine genauere Untersuchung über die Verbreitung der Verschiebungen der Bastfasern, die Zeit und Art ihres Auftretens, die Beziehungen der Bastfasern zu den angrenzenden Elementen und andere Momente von grossem Interesse. Ich habe sie im Laufe des letzten Studienjahres ausgeführt.

## I. Historisches.

Es ist verständlich, dass eine an der Wandung der so vielfältig untersuchten und auffallenden Bastfasern auftretende Strukturerscheinung von den Histologen nicht gänzlich übersehen werden konnte, wenn es andererseits auch begreiflich erscheint, dass vollständige Verständniss und die genaue Erkenntniss derselben lange auf sich warten liess.

Schon im Jahre 1838 machten Meyen und Mitscherlich Beobachtung<sup>1)</sup>, dass die Bastfasern von *Cannabis sativa* beim Kochen in kleine Stückchen mehr oder weniger plötzlich zerfallen, von welchen

1) Wiegmann's Archiv f. Naturgesch., 5. Jahrg., II. Bd. p. 26.

einung waren, dass sie den Parenchymzellen entsprächen, wenn die Fasern durch Verschmelzung entstehen sollten. Er machte noch an anderer Stelle die ganz richtige Bemerkung<sup>1)</sup>, dass die regelmässigen cylindrischen Röhrchen, in welche die Bastfasern des Hanfes beim Kochen mit Salzsäure zerfallen, fast genau die Länge besitzen, wie die zarten Parenchymzellen, welche im natürlichen Zustande die Fasern umgeben.

Reissek<sup>2)</sup> führte 1849 dieselben Beobachtungen an, ohne sie näher zu würdigen.

Nur wenig nahe der richtigen Deutung der in Rede stehenden Erscheinung kam 1851 S. Reissek, trotz seiner irrigen Ansichten über die Entstehung der Bastfasern. Er fand, dass die Bastfasern von *Abies sativa* unregelmässig vertheilte knotige Anschwellungen besitzen, welche immer genau den Grenzen der übereinanderstehenden Parenchymzellen entsprechen<sup>3)</sup>, dass mithin die Zahl der Knoten auf der Länge der dazwischen liegenden Glieder genau der Zahl der angrenzenden Parenchymzellen entsprechen (l. c. S. 269).

Reissek sah auch die Querstreifen in den Knoten (l. c. Fig. 5 u. 6 a, a) und hielt sie ganz richtig für Querschnitte, welche die Verdickungsschichten der Fasern durchsetzen, er unrichtiger Weise dieselben Erscheinungen an verwobenen Leinwand- und Hanffasern als Resultate der mechanischen Verflechtung hinstellt. Man ersieht aus dieser Zusammenfassung von Reissek's sehr gründlichen Untersuchungen, dass er zwar ganz richtig auch nicht vollständig genaue Beobachtungen machte, seine Erklärung hingegen fehlerhaft ist.

Reissek fand zunächst, dass Kalilauge, Salpetersäure, oder ein solches Gemisch ebenso wie Salzsäure nach einiger Einwirkung die Faser in kleine Stücke bewirkt: „daher die richtige Ansicht, als bestände die Leinenfaser aus einer Reihe

enda. 4. Jahrg., I. Bd. p. 298.

undzüge d. wiss. Botanik. III. Aufl. 1849. I. Thl. p. 269.

<sup>3)</sup> Fasergewebe des Leines, des Hanfes, der Nessel und der Baumwolle, chemisch und technisch untersucht, nebst Beobachtungen über die Bildung der Bastzellen. Denkschrift d. Wiener Akad. d. Wissensch. IV. Bd. Fig. 2 a, a. Text p. 135.

kurzer mit einander verbundener Zellen“.<sup>1)</sup> Taf. II. Fig. 4 bildet er sogar eine deutliche Verschiebung an der Leinenbastfaser ab, ohne indessen auf die näheren Eigenthümlichkeiten derselben aufmerksam zu werden.

Eingehender hat sich Nägeli mit den „Querstreifen“ der Bastfasern beschäftigt.<sup>2)</sup> Nägeli hat bekanntlich die Ring- und Querstreifung der Zellmembranen entdeckt. Er hielt nun die in höchst verschiedener Form auftretenden Verschiebungen der Leinenbastfasern ebenfalls für Ringstreifungen, genau so wie die echten Ringstreifen der Cinchona Calysaya-Fasern. Nach Nägeli's Auffassung zeigen die Bastfasern von *Linum usitatissimum* Querlinien, welche rechtwinkelig oder etwas schief über die Fasern verlaufen und sich in letzterem Falle häufig kreuzen, und ferner durch glatte kurze Internodien von einander getrennt sind, so dass die Knoten die Querlinien aufweisen (selten nur eine einzige)<sup>3)</sup>. Nägeli sieht nun die Querlinien für wirkliche Risse an, weil sie in Oel deutlicher als in Wasser sind. Diese Risse glaubt nun Nägeli als aus weichen Ringstreifenlamellen entstanden, die sich, sei es in Folge des Wachstums oder in Folge des Austrocknens oder einer anderen mechanischen Ursache in wirkliche Spalten verwandelt haben. Nägeli bemerkte auch, gleich Reissek, dass die starken Querlinien einer lokalen Verbreiterung der Faser entsprechen, sowie einer Verbiegung der Innenschichten, was besonders im polarisirten Lichte sichtbar sei. Bei einer Lage der Bastfaser im Polarisationsmikroskop, die „Glieder“ dunkel erscheinen, sind die quergestreiften „Knoten“ hellglänzend.

Man sieht, dass Nägeli's Forschungen einen bedeutenden Fortschritt involviren; da ihm indessen die eigentliche Ursache der Erscheinung unbekannt blieb, so mussten auch seine direkten Beobachtungen unvollständig bleiben. Namentlich hebe ich in dieser Beziehung hervor, dass ihm der wesentliche Unterschied zwischen

1) Die Pflanzenzelle, 1852, p. 216, 217 und: Die Prüfung der im Handel vorkommenden Gewebe, Berlin 1853, p. 23

2) Ueber den Bau der vegetabil. Zellmembran. Sitzungsber. d. bayer. Akad. der Wissenschaften 1864, Bd. I u. II.

3) l. c. II. Bd. p. 147—149; Taf. III. Fig. 46.



Radial- und Tangential-Ansicht der Flachsfasern, wie es scheint, gänzlich entging.

Auch Wiesner<sup>1)</sup> entgingen bei seinen Untersuchungen zahlreicher Bastfasern hierher gehörige Beobachtungen nicht. So heisst es<sup>2)</sup> von der Bastfaser von *Böhmeria nivea*, dass sie häufig von Sprunglinien durchsetzt ist.

Das Gleiche gilt von M. Vétillard<sup>3)</sup>, der unsere Verschiebungen sehr wohl kannte, und sie „plis de flexion“ nannte, und hiermit eine Auffassung der Erscheinung bekundet, die der Wahrheit sehr nahe kommt. Er fand seine „plis de flexion“ gerade bei jenen Bastfasern vor, wo ich Verschiebungen constatiren konnte. Auch stimmen seine Bemerkungen über das Verhalten der plis de flexions zu Reagentien, speziell aber Jod und Schwefelsäure genau mit meinen Beobachtungen überein. Speziell fand Vétillard Verschiebungen bei *Linum usitatissimum* (l. c. p. 62, 63), *Cannabis sativa* (p. 76, 78), *Humulus Lupulus* (p. 88, 89), *Urtica dioica* (p. 95), *Böhmeria nivea* (p. 107), *Hibiscus cannabinus* (p. 259), *Crotalaria juncea* (p. 260) und *Broussonetia papyrifera* (p. 63, 95, 107). Er fand, dass sich die plis de flexions mit Reagentien intensiver als die Internodien färben, dass sie sich häufig in Form von sich x-förmig kreuzenden Linien zeigen, ferner, dass sie aus einer Aufeinanderfolge von ausserordentlich feinen und knappen Spalten bestehen.

Ueber die Art des Zustandekommens der plis de flexions in der Pflanze erhalten wir aber keine Auskunft bei Vétillard. Aus dieser Zusammenstellung ist ersichtlich, dass die Erscheinung der Verschiebungen an den Bastfasern bisher des Näheren nur von Engel und Vétillard studirt wurden. Ersterer hielt sie für Faserstreifung; letzterer für Bruchstellen, die durch flexions, d. i. Biegungen der Fasern entstehen. Letztere Ansicht ist im Wesentlichen richtig. Da aber Vétillard nur die isolirte Faser untersuchte, so konnten ihm nicht nur der eigentliche Grund der Erscheinung, son-

1) Beiträge zur Kenntniss der indischen Faserpflanzen, nebst Beobachtungen über den feineren Bau der Bastfasern. Sitzungsber. der Wiener Akad. d. Wiss. Nat. Kl. 62. Bd., II. Abth., Juliheft 1870.

2) Rohstoffe, p. 389.

3) Etudes sur les fibres vegetales textiles, employées dans l'industrie. 1876.

dern auch die näheren Beziehungen der Verschiebungen zu den umgebenden Elementen, Bastparenchym, kurzes Sklerenchym und Krystallschläuchen, entgegen.

## II. Vorkommen und Verbreitung der Verschiebungen.

Es war vorauszusehen, dass die in Rede stehende Erscheinung eine sehr allgemeine Verbreitung besitzen werde. Eine nähere Untersuchung zahlreicher Pflanzen hat dies auch bestätigt. Es wurde diese theils an trockenen, isolirten Fasern, theils an trockenem Rindenmaterial oder frischen Zweigen und Pflanzen durchgeführt. Die Fasern wurden durch vorsichtige Maceration mit verdünnter Salpetersäure isolirt, während von Rinden und Pflanzentheilen dünne radiale Längsschnitte ein wenig mit Salpetersäure behandelt und dann untersucht wurden. Hierbei konnten auch die Beziehungen der Verschiebungen zu den umgebenden Elementen studirt werden. Zunächst ist zu bemerken, dass monocotyle Pflanzen keine Verschiebungen der Sklerenchymfasern aufweisen. Ich habe *Musa*, *Aloë*, *Sanseveria*, *Phormium*, *Agave*, *Yucca* und andere Gattungen untersucht, ohne je auf deutliche Verschiebungen zu stossen.

Was die dicotylen Pflanzen anlangt, so ist zunächst zu bemerken, dass deutliche Verschiebungen erst dann eintreten, wenn eine gewisse Zeit hindurch Dickenwachsthum geherrscht hatte. Junge, eben erst gebildete Bastfasern zeigen nie Verschiebungen.

Ich habe circa 50—60 Arten aus 30 Familien untersucht und fand, dass mehr als zwei Drittel derselben Verschiebungen an Bastfasern aufweisen. Dabei zeigte es sich, dass gewisse Familien ganz besonders durch das reichliche und constante Vorkommen der Erscheinung ausgezeichnet sind.

So die Familien-Gruppe der *Urticaceae* oder *Scabridae*, deren sämmtliche untersuchte Vertreter: *Cannabis sativa* L., *Pipturus argenteus*, *Urtica tenacissima* L., *Böhmeria nivea* Hook., *Humulus lupulus* L., *Ficus tinctoria* Forst., *F. prolixa* F., *Artocarpus incis-* L. f., *Holoptelea integrifolia* Planch., *Sponia Wightii* Planch., *Ulmus*

*effusa* W., *fulva* L., *suberosa* Aut. und *Celtis canadensis* sehr schöne Verschiebungen aufweisen. Desgleichen die Apocynaceen (*Apocynum sibiricum* Pall.), Asclepiadeen (*Asclepias syriaca* L., *volubilis* Roxb.), Lineen (*Linum usitatissimum* u. a. A.), Sterculiaceen (*Sterculia villosa* Roxb.), Mimoseen (*Acacia salicina* Lindl., *arabica* Roxb. u. a. A.), Caesalpinieen (*Bauhinia reticulata* DC.), Cordiaceen (*Cordia latifolia* Roxb., *C. Myxa* L.), Myrocarpeen (*Myrocarpus* sp.), Anacardiaceen (*Odina Woodier* Roxb.); Rhamneen (*Rhamnus Frangula* L.).

Bei den bisher genannten Familien zeigten alle untersuchten Arten deutliche Verschiebungen.

Bei anderen zeigte es sich, dass einige Arten die in Rede stehende Erscheinung aufweisen und andere wieder nicht. So fand ich in der Familie der Daphnoideen Verschiebungen bei *Daphne Mezereum* L. und *Lagetta funifera* Mart., während *Lagetta Lintenaria* keine zeigte. Während die Malvaceen: *Hibiscus cannabinus* L., *Abelmoschus tetraphyllus* Grah., *Thespesia Lampas* Dulz. und *Urena sinuata* L., wenn auch z. Th. nur selten und undeutlich Verschiebungen aufweisen, fand ich solche nicht bei *Paritium tiliaceum* St. Hil., *Hibiscus syriacus* L. und *Abutilon indicum* Don. Ebenso fand ich welche bei *Cornus alba* und nicht bei *Cornus mas*. Unter den Papilionaceen sah ich Verschiebungen bei *Crotalaria juncea* L. und *Spartium junceum* L. sowie *Cytisus Laburnum* L., während eine *Caragana* sp. keine zeigte.

Die Myrtaceen haben im Allgemeinen keine Verschiebungen (*Eucalyptus meliodorus* A. Cunn., *Syzygium Jambolana* DC., *Mimusops hexandra*, *Lecythis grandiflora* Aubl.); *Lecythis Ollaria* zeigt aber, wenn auch nur sehr selten, schwache Verschiebungen.

Endlich konnte ich bei einer Reihe von Familien überhaupt keine Verschiebungen auffinden. Hierher gehören die Laurineen (*Cinnamomum Cassia* Bl. und *C. Culilabani* Nees), Lonicereen (*Sambucus racemosa* L.), Tamariscineen (*Tamarix gallica* L.), Büttneriaceen (*Guazuma tomentosa* H. B., *Kydia calycina* Roxb.); Tiliaceen (*Corchorus olitorius* L.), Philadelphceen (*Deutzia scabra* Thbg.), Calycantheen (*Calycanthus* sp.), Pomaceen (*Cotoneaster vulgaris* L.), Amygdaleen (*Prunus Padus* L., *Pr. spinosa* L.), Rosaceen (*Quillaja Saponaria* Mol.), Meliaceen (*Melia Azedarach* L.),

Cinchoneen (*Hymenodyction obovatum* Wall.), Casuarineen (*Casuarina muricata* Roxb.), Cupuliferen (*Quercus pubescens* W.), und Cupressineen (*Fitzroya patagonica* Hook. fil.).

Aus dieser Aufzählung der wichtigsten der untersuchten Einzelfälle ist zu ersehen, dass mit einander verwandte Arten oder Familien sich bezüglich des Vorkommens oder Fehlens der Verschiebungen ähnlich verhalten. Wo wie bei Corneen, Papilionaceen, Malvaceen, Daphnoideen, bei einzelnen Arten Verschiebungen vorkommen und bei anderen wieder nicht, sich also z. B. *Cornus mas* und *alba*, *Laetia Lintearia* und *funifera* verschieden verhalten, sind sie überhaupt selten und undeutlich, so dass diese Fälle wenig in Betracht kommen.

Das Vorkommen oder Fehlen von Verschiebungen hängt ganz wesentlich von der Feinheit der Fasern, und von ihrer Festigkeit, Zähigkeit, Biegsamkeit und Brüchigkeit ab. Dabei kommt selbstverständlich nur die lebende, weiche, wasserreiche Bastfaser in Betracht, wie sie in der wachsenden Rinde vorkommt. Wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, sind diese Eigenschaften für viele Gattungen und Familien sehr charakteristisch und constant. Es ist sehr auffallend, wie ähnlich sich z. B. die Bastfasern der Urticaceen, der Mimoseen, Malvaceen und anderer grösserer Familien in optischer Beziehung im Querschnitte verhalten. Bemerkenswerth ist ferner, dass deutliche Verschiebungen fast nur in solchen Fällen vorliegen, wo die Verholzung der Bastfaser fehlt oder nur schwach ist. Die Verholzung der Bastfaser hängt aber innig mit der Festigkeit zusammen und ist oft auch durch ganze Familien hindurch constant. So sind die Bastfasern der Urticaceen (Urticeen, Celtideen, Moreen, Cannabineen etc.) ganz oder fast ganz unverholzt, desgleichen die der Apocynen und Asclepiadeen, Cordiaceen etc., während die Malvaceen, Büttneriaceen, Tiliaceen, Myrtaceen, Cupressineen meist stark verholzt sind. Nähere Untersuchungen stehen mir hierüber leider nicht zu Gebote und ich bin namentlich nicht in der Lage, anzugeben, ob in jedem einzelnen Falle der Mangel der Verholzung mit dem Vorkommen von deutlichen Verschiebungen parallel geht. Im Allgemeinen steht es jedoch fest: dass Verschiebungen in der Regel nur bei solchen Bastfasern vorkommen, welche wenig oder nicht verholzt sind und sich durch eine eigenthümlich



**W**eiche, fast knorpelige Beschaffenheit der Wandung auszeichnen.<sup>1)</sup> Solche Bastfasern sind fast immer durch Dünne und eine bedeutende Länge ausgezeichnet. Sie eignen sich ganz besonders dazu **W**ei der Streckung der Internodien mit gedehnt und ausgezogen zu werden. Man kann für diese Bastfasern als eine feststehende **T**atsache annehmen, dass ihre Länge und Dünne von der starken mechanischen Dehnung herrühren. Dicke und kurze Bastfasern sind in der Regel verholzt und zeigen nie Verschiebungen. So z. B. bei **T**iliaceen, Laurineen, den meisten Myrtaceen.

Auf diese Weise erklärt sich der Umstand, dass die in Rede stehende Erscheinung nach Familien und Gattungen so eigenthümlich und charakteristisch verbreitet ist.

### III. Histologische Untersuchung und Erklärung der Verschiebungen.

Wenn man die Reihe der Abbildungen auf Tafel XIII bis XV überblickt, wird man sofort der Ueberzeugung sein, dass die an Bastfasern auftretenden Querzonen und horizontalen Streifungen lediglich durch Knickungen der Bastfasern und Verschiebungen von Abschnitten derselben in Folge des Gewebedruckes sind, und man wird sich wundern, dass die Erscheinung überhaupt je anders aufgefasst werden konnte. Dagegen ist nun zu bemerken, dass die in Rede stehende Erscheinung in der Regel höchst unscheinbarer Art ist, meist in der That nur in Form von Querstreifen oder Spalten auftritt, und sie von Nägeli genauer nur an Lein- und Hanffasern studirt wurde, welche bei Weitem nicht die besten und auffallendsten Objekte zum Studium der Verschiebungen sind. Dazu kommt, dass nur Radialschnitte und Radialansichten isolirter Bastfasern die Verschiebungen als solche zeigen, während die Tangentialansichten nur undeutliche horizontale und einfache Linien zeigen, wie in Fig. 2

1) Siehe de Bary, Vergleichende Anatomie, p. 140.

von *Linum usitatissimum*, oder Gruppen von Linien oder Spalten (Siehe Fig. 3, 4, 6).

Selten nur zeigt der Tangentialschnitt wirkliche Biegungen oder Knickungen der Faser. Dieser Fall tritt ein, wenn, wie z. B. in Fig. 4 vom Lein gezeichnet, der mittlere dicke Theil einer Faser stark und öfter verschoben ist, was sich durch die zahlreichen Spalten und Querlinien kundgiebt, und an der Verschiebungsstelle an das dünne Ende einer anderen Faser grenzt. Da an starken Knickungsstellen bei den Hanf-, Lein-, Chinagrass- und anderen Fasern stets eine schwache Anschwellung zu finden ist, welche nur in der Tangentialansicht hervortritt, so tritt zugleich eine tangential Verschiebung an der dünnen Faser ein. Auch derbwandige, sklerotische Elemente können tangential Verschiebungen bewirken, wie in Fig. 28 von *Bauhinia reticulata* gezeichnet. Doch sind diese seltenen Vorkommnisse eher Verbiegungen zu nennen.

Eigentliche Verschiebungen treten nur in radialer Richtung auf und sind daher nur an Radialschnitten zu sehen. Selbst bei jenen Arten, wo die schönsten und auffallendsten Verschiebungen vorkommen, finden sich diese nicht bei allen Fasern, nicht an allen Stellen der Rinde, meistens sind sie mehr weniger selten.

Aus den Abbildungen ist die mannigfaltige Form, welche die Verschiebungen zeigen, ersichtlich. Meistens sind die Verschiebungen so schwach, dass sie sich selbst auf Radialschnitten nur in Form von einfachen, schiefen Linien kundgeben. Seltener findet man so auffallende, wie die gezeichneten. Gewöhnlich tritt erst bei stärkerer Vergrößerung die thatsächliche Verschiebung eines Faserabschnittes hervor. Selten erstreckt sich dieselbe nur auf einen Theil der Wandung (wie in Figur 1, 10, 12) von *Linum*, *Pipturus* und *Urtica*. In diesem Falle, wie auch in dem, der in Figur 27 von *Crotalaria juncea* abgebildet ist, ist keine eigentliche Verschiebung eines Abschnittes der Faser, sondern eine Zusammenpressung derselben vorhanden. Es ist überhaupt sicher, dass derartige starke Zusammenpressungen bei unserer Erscheinung eine hervorragende Rolle spielen. Die Verschiebungszonen sind entweder einander mehr weniger parallel (wie z. B. in Fig. 13 von *Celtis canadensis*, Fig. 17 von *Ulmus fulva*), oder wie in Fig. 29 (von *Bauhinia reticulata*) abwechselnd gegeneinander geneigt, oder es convergiren mehr oder

nach einem Punkte hin, wie in Fig. 31 und Fig. 32 von *Acacia arabica*.

Verschiebungen zeigen nicht nur einzeln stehende Fasern, sondern auch solche, die in ganzen Bündeln stehen. Im letzteren Falle erstreckt sich die gemeinschaftliche Verschiebung mehr weniger weit in das Bündel hinein, offenbar je nach der Grösse des dieselbe erzeugenden Druckes. So in Fig. 24 von *Odina Wodier*; in Fig. 22 von *Asclepias syriaca*; ferner in Fig. 20 von *Ulmus effusa*, wo von einem zweischichtigen Bündel die eine Faser eine Verschiebung aufweist, die andere hingegen nicht. Oft durchsetzt aber, wie die Figuren 22 und 23 (von *Asclepias syriaca*) zeigen, eine Verschiebung ganze dicke Faserbündel. Die Art der Entstehung der in Rede stehenden Erscheinung bringt es mit sich, dass, wie dies in den Figuren 22—24, ferner 6 und 18 zu sehen ist, aneinander grenzende Fasern die Verschiebungen fast immer an den gleichen Stellen zeigen.

Radiale Schnitte zeigen, dass die Verschiebungen in einer ganz bestimmten Beziehung zu den umgebenden Elementen stehen. Dies war in allen näher untersuchten Fällen ausnahmslos zu constatiren. Fast immer coincidiren die Verschiebungszonen mit den horizontalen Wänden der umgebenden Elemente und zwar von Bastparenchym, Krystallschläuchen oder sog. Steinzellen. Eine mechanische Beeinflussung der Bastfaserstränge durch Siebröhren konnte ich nie beobachten und ist auch nicht sehr wahrscheinlich, nachdem den einzelnen Siebröhrengliedern kein selbstständiger Saftdruck, wie den Parenchymelementen zukommt. Verschiebungen, die in direkter Beziehung zu Krystallschläuchen stehen, sind in den Figuren 18 (von *Broussonetia papyrifera*), 19 von *Ulmus effusa* und 24 von *Odina Wodier* abgebildet. Direkte Beziehungen von Sklerenchym-Elementen zu Verschiebungen zeigen sich in den Figuren 20 (von *Ulmus effusa*), 23 von *Asclepias volubilis* und 25 von *Cytisus Laburnum*.

Da eine lebende Parenchymzelle im Inneren der Rinde ebenso widerstandsfähig gegen Druck ist wie ein derbwandiges Element, etwa so wie eine festgespannte Blase, so muss auch das Bastparenchym Verschiebungen erzeugen können. Die durch dieses hervorgerufenen sind in der Regel die deutlichsten und schönsten, d. h. sie unterscheiden sich am besten und sichersten von einfachen



Biegungen. Ich muss überhaupt bemerken, dass zwischen doppelten Biegungen und mit Zerreißungen oder scharf abgegrenzten Verzerrungen verbundenen Verschiebungen alle Uebergänge stattfinden. Bei *Linum usitatissimum*, *Cannabis sativa*, *Urtica nivea* u. a., wo sklerotische Elemente fehlen, sind es eo ipso dünnwandige und meist parenchymatische Elemente, welche an die Bastfasern angrenzen und zunächst an der Bildung der Verschiebungen theilhaftig sind. Da zeigt sich immer, dass die Verschiebungszonen genau den Querwänden der Parenchymzellen entsprechen. Dies zeigt z. B. Fig. 21 von *Asclepias syriaca*, Fig. 23 von *Asclepias volubilis* und ist leicht an Lein- und Hanfstengeln zu constatiren. Diese Thatsache ist schon Schacht und Reissek aufgefallen, obwohl sie von der Ursache derselben keine richtige Vorstellung hatten.

Ich bemerke, dass ich derartige Beziehungen zwischen den Verschiebungszonen und kurzen Bastelementen nicht nur in den abgebildeten Fällen, sondern bei einer ganzen Reihe weiterer auffand. So zu sklerotischem Parenchym bei *Ulmus effusa*, zu Sklerenchym bei *Spartium junceum*, *Cytisus Laburnum*, *Asclepias volubilis*; zu sklerotischen Krystallschläuchen bei *Bauhinia reticulata*, *Acacia arabica*, *Ficus prolixa*; zu dünnwandigen Krystallschläuchen bei *Broussonetia papyrifera*, *Acacia salicina*, *Myrocarpus*, *Odina Wodi*, *Rhamnus Frangula*, und zu dünnwandigem Parenchym bei *Linum Cannabis*, *Asclepias syriaca*, *Ulmus suberosa*, *Cordia Myxa* u. anderen Arten.

Da die Verschiebungen den Bastfasern nicht ursprünglich angehören, sondern eine nachträglich entstehende Erscheinung darstellen, welche erst dann eintreten kann, wenn der nöthige radial wirkende Rindendruck entstanden ist, da ferner dieser erst mit einer lebhaften Thätigkeit des Cambiums eintreten kann, so wird es begreiflich, wenn: 1. In Zweigsystemen von *Ulmus*, *Celtis*, *Broussonetia* die Zahl der Verschiebungen mit dem Alter der Zweigabschnitte zunimmt, in gleichem Sinne auch die Stärke derselben zunimmt, die dünneren Zweigenden überhaupt keine Verschiebungen aufweisen. In einem Sympodium von *Ulmus effusa*, das fünf einfache Seitenzweige aufwies, waren z. B. in den einjährigen dünnen Seitenzweigen überhaupt keine Verschiebungen aufzufinden, und in der Scheinachse erst zwischen dem vierten und fünften Zweige, also an einer schon



etwas dickeren Stelle, wo das Cambium schon eine mächtige Gewebeschichte eingelagert hatte.

2. Wird es verständlich sein, dass man bei krautigen Pflanzen (*Urtica*, *Cannabis*, *Linum*) in den oberen Stengeltheilen ohne, oder mit spät entstandenem und wenig thätigem Cambium, keine Verschiebungen auffindet, während diese in den unteren Stengeltheilen häufig sind.

Ältere Bastfasern zeigen auch insofern häufiger Verschiebungen, als in demselben Radialschnitt die nach aussen gelegenen Faserschichten reicher an Verschiebungen sind als die inneren, welche jünger sind, und daher weniger lang unter dem Drucke des Cambiums standen. Es ist Regel, dass der primäre Bast, der vor der Cambiumbildung entsteht, reichlichere und stärkere Verschiebungen aufweist als der secundäre.

Diese Thatsachen, in Verbindung mit den Angaben histologischer Natur, schliessen jeden Zweifel darüber aus, dass die von mir so genannten „Verschiebungen“ der Bastfasern nichts anderes sind, als scharfe Biegungs- oder oft Bruchstellen, die, gleichsam Eindrücke der umgebenden Elemente, im Gefolge der cambialen Rindenspannung eintreten und sichtbare Zeichen der Rindenspannung sind.

Da bei diesen Verschiebungen in einer bestimmten Querzone die Schichten der Membran verbogen werden, d. h. in eine zur Längsaxe der Bastfaser mehr weniger, meist um  $45^\circ$  und darüber geneigte Lage kommen, so bilden auch die optischen Axen der Verschiebungsstellen und der dazwischen liegenden „Glieder“ einen entsprechenden Winkel, und es ist daher begreiflich, dass, wenn bei verdunkeltem Gesichtsfelde im Polarisationsmikroskope die „Glieder“ dunkel erscheinen, die „Knoten“ (Verschiebungen) hell sein müssen und umgekehrt.

Da ferner bei starken Verschiebungen Zerreißungen wenigstens einzelner Schichten eintreten, so erscheint es verständlich, dass die „Knoten“ es sind, welche der Einwirkung von Reagentien am wenigsten widerstehen. Daher zerfallen alle Fasern, die Verschiebungen besitzen, ohne Ausnahme bei der Maceration mit Säuren oder Alkalien in die „Glieder“, daher färben sich derartige Fasern mit Jod und Schwefelsäure, Chlorzinkjod am stärksten und frühesten in den

Knoten und beginnt an den letzteren auch die Quellung bei der Einwirkung von Kupferoxydammoniak.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass bei fortgesetzter Thätigkeit des Cambiums verschiedene aufeinanderfolgende Abschnitte einer Faser nach und nach verschiedenen Druckverhältnissen ausgesetzt sein müssen, mithin derselbe Abschnitt des öfteren „verschoben“ werden muss. Complicirter gebaute Knoten finden so ihre Erklärung. Hierbei mögen auch ungleiche osmotische Spannungen der Bastparenchymelemente im Spiele sein. Mag sich nun im Einzelnen die Sache wie immer verhalten, so ist doch klar, dass es die starke in radialer Richtung wirkende Druckspannung in der Rinde ist, bei der (in der fertigen Rinde) die osmotisch gespannten Elemente die active Rolle spielen und wo sich die Siebröhren, Bastfasern und der Kork sowie das fertige Sklerenchym mehr passiv verhalten, ist, durch welche die Erscheinungen der „Verschiebungen“ an Bastfasern zu erklären sind.

### Zusammenfassung.

Bei wenig oder nicht verholzten Bastfasern, die meist sehr dünn und lang sind, wie z. B. die der Urticaceen, vieler Asclepiadeen, Mimosen, Lineen u. A. zeigen sich die sogen. „Verschiebungen“, durch welche die Bastfasern in eine Anzahl kürzerer oder längerer Glieder zerfallen, die durch meist aus einfachen oder mehrfach schmalen Scheibchen bestehende „Knoten“ von einander getrennt sind. Die Verschiebungen sind eine Folge des Umstandes, dass die verschiedenen Abschnitte derselben Bastfaser gleichzeitig einem verschiedenen grossen radialen Gewebedruck ausgesetzt sind, wodurch sie gegeneinander verschoben werden. Sie stellen entweder nur scharfe Verbiegungen der Fasern dar, oder sind (meist) mit wirklichen Zerreissungen einzelner Schichten oder Complexen von solchen verbunden. Die Zerreissungen geben sich in Form von Querspalten kund und sind der Grund des Verhaltens der „Knoten“ gegen Flüssigkeiten.

**bende und Macerations-Reagentien.** Die in den Verschiebungsknoten **immer vorhandenen** Verbiegungen der Schichten sind der Grund für **das verschiedene Verhalten** der Knoten und dazwischen liegenden **Glieder im Polarisationsmikroskope.**

### Figuren-Erklärung.

Sämmtliche Figuren sind mit dem Nachet'schen Prisma gezeichnet. Die **Vergößerung** derselben beträgt 450, wenn nicht ausdrücklich eine andere Zahl **angeführt** ist. Die Zeichnungen stellen, die Fig. 2, 3, 4, 6 u. 28 ausgenommen, **lauter Radialansichten** von Bastfasern oder Radialschnitte aus der Rinde dar. Bei **letzteren** liegt die Innenseite rechts. Die Figuren 2, 3, 4, 6 u. 28 sind **Tangentialansichten.**

#### Tafel XIII.

Fig. 1 bis incl. 6. *Linum usitatissimum*. Auf den Tangentialansichten 2, 3, 4 u. 6 sieht man Ringstreifung, oder horizontale einfache Linien. Auf den **Radialansichten** deutliche Knickungen und Verschiebungen der Fasern.

Fig. 7 u. 8. *Artocarpus incisa*. Sekundäre Bastfasern.

Fig. 9. *Humulus Lupulus*. Primäre Bastfaser.

Fig. 10. *Urtica nivea*. Ebenso.

Fig. 11, 12. *Pipturus argenteus*. Ebenso.

Fig. 13. *Celtis canadensis*. Vergr. 710. Sekundäre Bastfaser.

Fig. 14–16. *Ulmus suberosa*. Vergr. Fig. 14 und 16, 710; Fig. 15. 450. **Verschiebungen** durch Parenchym bewirkt.

Fig. 17. *Ulmus fulva*. Sekundäre Bastfaser. Vergr. 710.

Fig. 18. *Broussonetia papyrifera*. Radialschnitt. Vergr. 710. **Verschiebungen durch dünne Krystallschläuche.**

#### Tafel XIV.

Fig. 19. *Ulmus effusa*. Sekundäre Bastfasern durch Krystallschläuche **verschoben.** Vergr. 710.

Fig. 20. *Ulmus effusa*. Bastfasern durch Sklerenchym verschoben.

Fig. 21. *Asclepias syriaca*. Sekundärer Bast durch Parenchym verschoben.

Fig. 22. Desgl. Verschiebung quer durch ein Bündel. Vergr. 270.

Fig. 23. *Asclepias volubilis*. Bastfaserbündel durch Parenchym verschoben.

Fig. 24. *Odina Wodier*. Faserbündel durch Parenchym und Sklerenchym **verschoben.**

## Tafel XV.

Fig. 25. *Cytisus Laburnum*. Einzelne Bastfaser durch Sklerenchym  
schoben.

Fig. 26 u. 27. *Crotalaria juncea*.

Fig. 28, 29, 30. *Bauhinia reticulata*.

Fig. 31, 32. *Acacia arabica*. Fig. 32 710mal vergrößert.

---



# Beitrag zur Kenntniss des Windens der Pflanzen.

Von

**F. G. Kohl.**

Hierzu Tafel XVI.

---

Die Assimilationsflächen in eine möglichst günstige Lage zum auffallenden Lichte zu bringen und die Fortpflanzungseinrichtungen so gut, als es eben geht, den zur Pollenbeförderung nothwendigen Faktoren, Insekten und Luftströmungen, zugänglich zu machen, das ist ein Bestreben, welches jeder Pflanze inne wohnt und auf die mannigfaltigste Weise von ihr zur Geltung gebracht wird. Die baumartigen Gewächse besitzen in ihren verholzenden negativ geotropischen Stämmen das Mittel, sich über die sie umgebenden, concurrirenden Nachbarn zu erheben, andere Pflanzen, wie Aroideen etc., erklimmen ansehnliche Höhen, indem sie sich unserm Epheu ähnlich mittelst Luftwurzeln an Felsen und Stämmen anheften. Die Rubus-Arten und die Ostindischen Rohrpalmen werfen sich, oder besser gesagt, sinken über sie umgebende Pflanzen herab, dort mit ihren hakigen Stacheln, hier mit den stachlichen Fiederblättern sich anhaltend. Die vollkommensten unter den Kletterpflanzen, wie wir die letzt-erwähnten Pflanzen nennen, sind die Rankenpflanzen und die Schlingpflanzen, jene ausgerüstet mit besonderen, ausschliesslich zum Klettern bestimmten, aus der Sprossachse entspringenden Organen (Ranken, Blatttielen etc.), diese mit einer Sprossachse, welche selbst befähigt ist, aufrechte Stützen zu umschlingen und an ihnen emporzuklettern. Die Schlingpflanzen rekrutiren sich aus einer grossen Anzahl verschiedener Pflanzenfamilien; schon Mohl führt gegen 40 Familien an, aus denen er 866 Arten als Schlingpflanzen beschrieben vorfand.

Die bisher mit Schlingpflanzen zum Zweck einer Erklärung des Mechanismus ihrer Bewegung angestellten Versuche und die darüber mitgetheilten Beobachtungen beziehen sich auf eine verhältnissmässig sehr kleine Zahl dieser Gewächse. So sehr auch die Anwendung von Analogieschlüssen auf naturwissenschaftlichem Gebiete gestattet und so oft dieselben schon fruchtbringend gewesen ist, so würde man doch in diesem Falle zu weit gehen, wollte man schon jetzt von einer Erklärung des Windens der Pflanzen überhaupt sprechen, und die Erfahrungen, welche man an wenigen Vertretern gesammelt, auf die Gesamtheit der Schlingpflanzen ohne Weiteres übertragen. Der Titel der neuesten über diesen Gegenstand erschienenen Schriften „Ueber das Winden der Pflanzen“, etc. wird daher von diesem Standpunkt aus zu beurtheilen sein. Aus diesem Grunde ist auch das, was ich in Folgendem mittheile, nur ein Beitrag zur Erkenntniss der betreffenden physiologischen Vorgänge und es bleibt späterer Zeit vorbehalten, auf dem Grunde einer grossen Menge von Einzelbeobachtungen das Gebäude einer durchgreifenden Erklärung des Bewegungsmechanismus der Schlingpflanzen in toto aufzubauen. Es geht dem Beobachter auch hier bei physiologischen Forschungen, wie auf vielen anderen Gebieten des Wissens. Die Natur vervielfältigt wie der antike Proteus ihre Formen unter den Blicken des Beobachters, und wenn dieser eine ihrer Erscheinungen ergriffen zu haben glaubt, erkennt er, dass für ein erforschtes Gesetz tausend neue Probleme sich erheben und ihm in überreicher Fülle Stoff zu erneuter Thätigkeit liefern.

### Historisches.

Alle Forscher, welche bisher eingehende Untersuchungen über das Winden der Schlingpflanzen anstellten, stimmen darin überein, die kreisförmige Nutation als nothwendig für das Zustandekommen von Windungen anzusehen. Es ist dabei zunächst gleichgültig, dass Mohl<sup>1)</sup> und Palm<sup>2)</sup>, welche zuerst und zwar Beide in demselben

1) H. v. Mohl, Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. 1827.

2) Palm, Ueber das Winden der Pflanzen. 1827.

Jahre (1827) Arbeiten über das Winden der Pflanzen veröffentlichten, noch nicht die richtige Vorstellung über das Wesen dieser kreisförmigen Nutation hatten, sondern dass erst Darwin die richtige Erklärung für deren Entstehen gab. Alle kamen auch weiterhin in gleicher Weise zu der Annahme, dass diese kreisende Nutation allein nicht zum Winden führen könne. Deshalb nahm Mohl eine der der Ranken analoge Reizbarkeit des Stengels zu Hülfe. Im dritten Abschnitte seiner Arbeit sagt er wörtlich: „Bei der Schlingpflanze hören, wie sie mit einer Stütze in Berührung kommt, die Kreisbewegungen (Mohl meint die rotirende Nutation des Sprossgipfels, die er für eine direkte Folge der Torsion des Stengels hält) auf und mit ihnen die schiefe Richtung der Fasern des Stengels. Auch in ihr (nämlich der Schlingpflanze) entwickelt sich nun eine Reizbarkeit, die ebenfalls, wie man an der jungen *Cuscuta* sieht, im Zellgewebe ihren Sitz hat. Reizbar ist aber nur der Theil des Stengels, welcher noch keine Kreisbewegungen gemacht hat. Durch diese Reizbarkeit wird nun der Stengel um die Stütze gewunden.“<sup>1)</sup> Neben anderen führt Mohl als besonders deutlichen Beweis der Reizbarkeit eine Beobachtung an, die ich hier erwähnen will, weil eine spätere Bemerkung von mir sich auf dieselbe bezieht; nämlich die, dass die eine Stütze berührende Schlingpflanze nicht nur vom Berührungspunkte aufwärts windet, sondern dass sich auch noch eine kurze Strecke des unterhalb des Berührungspunktes liegenden Stengels mittelst einer von oben nach unten fortschreitenden Biegung an die Stütze anlegt.<sup>2)</sup>

Palm betrachtete das Winden als eine einfache Fortsetzung der Nutationsbewegung; Dutrochet<sup>3)</sup>, der ungefähr 20 Jahre später nachwies, dass die Nutationsbewegung, das Winden, die Torsion und die Blattstellungsspirale bei der Mehrzahl der Windepflanzen dieselbe Richtung haben, erblickte in den Windungen ebenfalls gleichsam erstarrte Nutationskrümmungen. Beide, Palm und Dutrochet, leugneten Mohl's Reizbarkeit, ohne aber Gegenbeweise zu bringen. Letzteres versuchte zuerst Darwin, der in seinem Werkchen: On

1) Mohl. l. c. pag. 142.

2) Mohl l. c. pag. 148.

3) Dutrochet. Comptes rendus 1844 XIX. pag. 295 ff. Annales des Sciences nat. 3. Série. II. pag. 163.

the movements and habits of climbing plants 1865 ein reiches Beobachtungsmaterial niederlegte. Er suchte sich zu überzeugen, dass eine der Reizbarkeit der Ranken analoge Reaktionsfähigkeit bei den windenden Stengeln nicht vorhanden sei; allein seine Versuche waren mangelhaft, und er wagte es nicht, die Möglichkeit einer Reizwirkung durch andauernde Berührung überhaupt in Abrede zu stellen. Der Mangel eines durchschlagenden Gegenbeweises gegen die Reizbarkeit war die Veranlassung, dass sich die Mohl'sche Vorstellungsweise lange Zeit erhielt und in alle Lehrbücher der Botanik aufgenommen wurde. Sowohl in den ersten Auflagen seines Lehrbuches als in seinem 1865 erschienenen Handbuch der Experimental-Physiologie huldigt Sachs derselben. „Der Vorgang gehört offenbar in dieselbe Kategorie, wie die Bewegung eines Mimosenblattes nach Berührung der Unterseite seines Polsters, und wenn das Wort Reiz auf diesen angewendet wird, so gilt es sicherlich auch auf die Ranken und schlingenden Stämme.“

Darwin's übrige Anschauung über das Winden schloss sich eng an die Palm'sche an. Unterschied Palm in höchst unklarer Weise zwei Arten von Bewegungen der Schlingpflanzen, erstens eine Bewegung, durch welche der obere Theil des Stengels im Kreise umhergeführt, und, wenn er mit einer Stütze in Berührung kommt, um dieselbe gewunden wird („Bewegung um die Stütze“); zweitens eine Drehung der Pflanze „um sich selbst“; zwischen welchen beiden Bewegungen nach ihm keine nothwendige Beziehung ist, welche beide selbstständig, von einander unabhängig sind, so brachte Darwin den unglücklichen Vergleich an's Tageslicht: Der windende Stengel bewege sich um die Stütze so, wie ein geschwungenes Seil, das an eine Stange trifft und sich in der Richtung der schwingenden Bewegung um diese wickelt. Diese Anschauung ist ohne Weiteres zu verwerfen, da erstens von einer der Centrifugalkraft des geschwungenen Seils vergleichbaren Kraft bei der Nutationsbewegung nicht die Rede sein kann; zweitens weil jenes Seil sich nur um die Stütze als Achse bewegt, was die windende Pflanze nicht thut, denn die Achse der nutirenden Bewegung fällt in der Regel gar nicht mit der Achse der Stütze zusammen, sie ist meist stark geneigt gegen die Stütze und bewegt sich im Raum fort; drittens kommt nicht auf jeden Nutationsumlauf eine Windung,



was nach der Darwin'schen Auffassung geschehen müsste. Des letztgenannten Widerspruchs war sich Darwin wohl bewusst; er hatte wohl beobachtet, dass in den meisten Fällen die Anzahl der Nutationsumläufe die Zahl der dadurch erzeugten Windungen bei Weitem übertrifft; er suchte aber den Grund dafür in den Störungen der Nutationsbewegung durch das Umwinden der Stütze<sup>1)</sup>, eine Annahme, die jeder Begründung entbehrte.

Der Nächste, der nach Darwin über das Winden arbeitete und schrieb, war Hugo de Vries.<sup>2)</sup> Er knüpfte an der Reizbarkeit seine Untersuchungen an und hielt zwei Versuche für besonders entscheidend, dauernde Berührung durch eine bewegliche Stütze ohne Verhinderung der Nutation erstens auf der bei der Nutation vorangehenden Seite und zweitens auf der bei der Nutation hinteren Seite des Stengels. Mit Hülfe seines einer Coulomb'schen Drehwaage ähnlichen Apparates zeigte de Vries, dass eine Reizbarkeit der windenden Stengel nicht zu erweisen sei. Hier ist nun einzuwenden, dass die von de Vries angestellten Versuche Nichts beweisen, weil eine dauernde Berührung der Schlingpflanze an einer Stelle bei ihnen überhaupt in Wirklichkeit gar nicht hergestellt war und werden konnte. Der in seinen Nutationsbewegungen nicht gehinderte Stengel ändert eben in Folge der Nutation fortwährend seine Lage im Raum. Folge davon ist, dass auch die bewegliche Stütze, wie mir sehr zahlreiche, sorgfältige Wiederholungen dieser Versuche zeigten, fortwährend eine andere Lage zum Stengel einnimmt; sie schiebt sich immer am Stengel hin, der Berührungsort wird fortwährend ein anderer, mag die Stütze nun an der vorangehenden Seite des Stengels anliegen und passiv fortgeschoben werden, oder an der Rückseite und vermöge der Fadentorsion folgen.

Nach de Vries kommt das Winden dadurch zu Stande, dass durch geeignetes Zusammenwirken der Nutationsbewegung (die er richtiger Weise, abweichend von der bisherigen Anschauung, in Vertikalebene stattfinden lässt) und einer durch das Gewicht der Endknospe hervorgerufenen periodisch auftretenden Bewegung der nutirenden Spitze nach der Stütze hin das Stengelende fortwährend

1) Darwin l. c. pag. 13—14. pag. 31.

2) Hugo de Vries. Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. 3. Heft. 1873. pag. 317 ff.

dieselbe gegen die Stütze concave Form beibehält und so zu sagen um die Stütze herum wächst. Das feste Anlegen der auf diese Weise gebildeten anfangs lockeren Windungen bewirkt nach de Vries nachträglich der negative Geotropismus. Ich kann hier darauf verzichten, näher auf Einzelheiten der Entwicklungen de Vries's einzugehen und sie zu widerlegen, da bereits Schwendener die Wirkungslosigkeit des Gewichts der Endknospe experimentell nachwies, wodurch ja allein schon der de Vries'schen Anschauung jeder Boden entzogen wird.

Die Darstellung der Mechanik des Windens, die Sachs in der vierten Auflage seines Lehrbuches (1874) giebt, stützt sich vorwiegend auf die Ergebnisse der Untersuchungen von de Vries. Wesentlich ist, dass Sachs hier zuerst den Geotropismus als Componente des Bewegungsmechanismus beim Schlingen anführt, indem er sagt: „Es ist nicht unwahrscheinlich, dass das Steilerwerden der anfangs niedrigen, zuweilen fast horizontalen Windungen durch Geotropismus bewirkt wird.<sup>1)</sup> Auch Pfeffer<sup>2)</sup> widmet den Schlingpflanzen in seiner „Pflanzenphysiologie“ ein besonderes Capitel, in dem er in vortrefflicher Weise das bereits Bekannte zusammenfasst, ohne jedoch etwas Neues zu bringen. Trotzdem gebe ich hier in kurzen Sätzen seine Meinung wieder, um den Stand der Frage vor Schwendener zu kennzeichnen.

Die Circumnutation ist Ursache des Windens, sobald der sich bewegende Spross mit irgend einer Seite auf eine vertikale Stütze trifft. Der Spross wickelt sich ähnlich einem im Kreise geschwungenen Taut, das man an eine Stange schlagen lässt, um die Stütze.<sup>3)</sup> Die Windungen, die zunächst nicht anliegen, werden durch den negativen Geotropismus gestreckt und dadurch an die Stütze gepresst. Der Durchmesser der Stütze hat Einfluss auf den Neigungswinkel der Schraubenwindungen. Das Winden ist nicht Folge einer durch Kontakt mit der Stütze ausgelösten Reizung. Die Torsionen des Stengels entstehen unabhängig von der Circumnutation und sind nicht die Ursache dieser und des Windens, wohl aber beschleunigen oder verzögern sie die Circumnutation. Die Sprossspitze ist gegen

1) J. Sachs. Lehrbuch der Botanik. IV. Aufl. 1874. pag. 836.

2) W. Pfeffer. Pflanzenphysiologie. Bd. II. pag. 204 ff.

3) cf. pag. 6 meiner Abhandlung.

die Stütze mehr oder weniger concav gekrümmt. Diese Concavität wird erhalten durch Achséndrehungen in Folge der Nutation und der Torsion in älteren Internodien und durch das vom Gewicht der Spitze auf die tragenden Internodien ausgeübte Torsionsmoment.

Abweichend von allem bisher Angeführten ist die Theorie des Windens, die S. Schwendener<sup>1)</sup> in einer am Anfang des vorigen Jahres erschienenen Arbeit aufstellt, welche zwar mit grossem Geschick erdacht ist, aber sich deshalb als nicht haltbar erweist, weil sie nur auf specielle Fälle anwendbar ist, auf andere Fälle regelmässigen Windens aber nicht passt. Schwendener betrachtet als nothwendige Faktoren des Windens den Geotropismus und die rotirende Nutation; in Verbindung mit der letzteren bringt er ein periodisch wiederkehrendes Ergreifen der Stütze durch das Stengelende. Dieses Ergreifen aber hat eine antidrome Torsion des Stengels zur Folge, durch welche das nutirende Stengelende gezwungen wird, fortwährend seine Concavität der Stütze zuzukehren.

Diese Greifbewegung ist der wunde Punkt an Schwendener's Theorie. Gegen sie sprechen alle Fälle, wo Pflanzen um sehr dicke und um sehr dünne Stützen winden; an ersteren ist das Ergreifen überhaupt unmöglich, an letzteren wäre es möglich, kommt aber in Wirklichkeit nur selten vor. Diese Greifbewegung kann man nur bei Stützen mittlerer Dicke herausconstruiren, bei Stützendicken, wie sie Schwendener fast durchgehend angewendet hat. Ich werde unten den Verlauf dieser Greifbewegung darstellen, und die Umstände, unter denen das Ergreifen nicht stattfindet und doch regelrecht gewunden wird, genau anführen. Von Werth in Schwendener's Schrift ist die Widerlegung des Einflusses des Eigengewichtes der Endknospe und der Nachweis der Wechselbeziehung zwischen dem Durchmesser der Stütze und der Neigung der Windungen. Was er über die Torsionen mittheilt und was ihn veranlasste, die Reizbarkeit der Stengel in Abrede zu stellen, darauf gehe ich im Verlauf dieser Abhandlung noch näher ein.

Einer Betrachtung möchte ich noch Raum geben. Das Ergreifen der Stütze durch das nutirende Ende wiederholt sich nach Schwendener in ganz unbestimmten Zwischenräumen, der Zeitpunkt, wo

1) S. Schwendener. „Ueber das Winden der Pflanzen“. (Monatsbericht der kgl. Academie der Wissenschaften vom December 1881.)



dieses Ergreifen stattfindet, ist zufällig. Dann könnten unmöglich die Windungen so regelmässig ausfallen, wie sie in Wirklichkeit sind, dass man die Abstände der Windungen mit dem Zirkel vergleichen kann. Dann würden die Windungen ganz unregelmässig aussehen, dann würde es oft vorkommen müssen, dass eine Schlingpflanze eine Strecke windet, darauf eine Strecke nicht windet u. s. f. Ein Grund für eine in ganz bestimmten Perioden zum Ergreifen der Stütze führende Spannung im nutirenden Stengel ist durchaus nicht vorhanden. Man weiss überhaupt nicht, woher jedesmal die grosse zum Ergreifen nöthige Spannung kommen soll; denn diese Spannung müsste doch bedeutend grösser sein als die im einfach nutirenden Stengel.

Im Anschluss an diese Schwendener'sche Schrift erschien im Januarheft 1882 der Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg eine „Notiz über Schlingpflanzen“ aus Sachs's Feder, welche sich gegen die Annahme Schwendener's, dass die ohne Stütze entstandenen bleibenden Windungen als Ausnahmen zu betrachten seien, welche mit dem normalen Winden um eine Stütze in keinem Zusammenhang stehen, wendet und darlegen soll, dass vielmehr auch ganz gesunde normal wachsende Sprosse von Schlingpflanzen sogenannte „freie Windungen“, d. h. Schraubenwindungen ohne Berührung einer Stütze zu bilden vermögen. Als Pflanzen, welche diese freien Windungen sehr häufig zeigen, führt Sachs *Menispermum canadense*, *Akebia quinata*, *Phaseolus multiflorus*, *Ipomaea purpurea*, *Dioscorea batatas* etc. an. Schwendener legte seine Meinung über diesen Gegenstand nochmals dar in einer Erwiderung auf die Sachs'sche Notiz, betitelt: „Zur Kenntniss der Schraubenwindungen schlingender Sprosse.“<sup>1)</sup> Darin unterscheidet er drei Arten, wie Schraubenwindungen an Schlingpflanzen sich bilden, nämlich erstens durch die mit der rotirenden Nutation zusammenhängenden Krümmungen, zweitens durch Torsions- und Longitudinalspannung und drittens durch Krümmungen in Folge der greifenden Bewegung des Sprossgipfels. Da die zuerst genannten Krümmungen durch den Geotropismus wieder zerstört werden, die unter „drittens“ angeführten aber nur bei Gegenwart einer Stütze entstehen können, die

<sup>1)</sup> S. Schwendener. Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. XIII. Heft 2.



freien Windungen aber ohne Stütze erzeugt und dauernd sind, so ordnet er dieselben dem zweiten Falle unter und setzt sie vollkommen analog den freien Spiralwindungen der Ranken, der weiblichen Blütenstiele von *Vallisneria spiralis*, der Fruchtschnäbel von *Erodium* u. s. f.

In seinen „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ vereinigt Sachs in gewohnter, meisterhafter, doch der Tendenz des Buches entsprechend subjektiver Darstellung unsere bisherigen Kenntnisse zu einem abgerundeten, einheitlichen Bilde, wird aber, was nicht zu verkennen ist, in seiner früheren Bestreitung der Reizbarkeit wankend.

Vor einigen Wochen, lange nach Abschluss meiner Untersuchung, welcher im Juli dieses Jahres bereits stattfand, erschien eine umfangreiche Abhandlung von J. Baranetzki,<sup>1)</sup> deren zweiter Theil das Winden der Stengel zum Gegenstande hat. Die Baranetzki'schen Versuche konnten deshalb naturgemäss nicht berücksichtigt werden und auch das, was ich über seine Mittheilungen hier sage, konnte nur nachträglich eingefügt werden. Baranetzki schliesst sich eng an Schwendener an in der Behandlung der Windefrage. Mit letzterem verwirft er die Reizbarkeit und den Einfluss des Gewichtes der Endknospe (ohne neue Gegenbeweise zu bringen) und sieht den Geotropismus und die rotirende Nutation als Bedingungen des Windens an. An Stelle des Schwendener'schen Ergreifens der Stütze durch das nutirende Stengelende setzt er die ebenfalls von Zeit zu Zeit sich wiederholende Wirksamkeit einer Hakenkrümmung der Stengelspitze, ein periodisch wiederkehrendes „Anhaken“ des Stengels an die Stütze. Die Entstehung des Hakens erklärt Baranetzki mit Hülfe eines im ersten Theil seiner Schrift aufgestellten Satzes, der aber durchaus jedes Beweises entbehrt, nach welchem eine nutationsfähige Spitze, wenn sie sich in horizontaler Lage befindet, sich hauptsächlich in horizontaler Ebene krümmt (Baranetzki's „transversale“ Krümmung). Nachdem die Sprossspitze sich aufgerichtet und eine Weile symmetrisch (d. h. mit der Stütze als Nutationsachse) nutirt hat, soll nun das Ende in die horizontale Lage herabsinken (warum? erfährt man nicht) und in derselben sich

1) J. Baranetzki. Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. (Mémoires de l'académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII<sup>e</sup> Série. T. XXXI. No. 8)

vorwiegend in der Horizontalebene hakenförmig krümmen. Der ebengebildete Haken soll dann im weiteren Verlauf des Vorganges durch wiederholte asymmetrische (d. h. mit geneigter Nutationsachse) Nutation die Stütze fassen und dann dasselbe Spiel sich wiederholen. Da jedoch die Baranetzki'sche Abhandlung gerade in Bezug auf den Werth dieser Hakenkrümmungen für das Winden auffallende Widersprüche enthält, so gehe ich hier nicht näher darauf ein. So sagt z. B. Baranetzki, nachdem er auf Seite 55 u. ff. die Mitwirkung des hakenförmigen Endes als nothwendig beim Winden hingestellt hat, auf Seite 65: Aus dieser Thatsache ist auch zu sehen, dass die oben angegebene mechanische Bedeutung der hakenförmigen Krümmung der Spitze, welche Krümmung in den gewöhnlichen Fällen dazu beiträgt, das Umwinden der Stütze ausserordentlich sicher (?) zu machen, doch keineswegs als eine nothwendige Bedingung des Windens anzusehen ist.

Lässt, wie es scheint, Baranetzki in seiner Theorie die Wirkung des hakenförmigen Endes fallen, so ist er wieder auf dem Standpunkt vor Schwendener; lässt er dieselbe aber gelten, so können und müssen ihr ganz dieselben Einwürfe gemacht werden, wie dem Schwendener'schen Ergreifen der Stütze.

Nach dem Gesagten muss die Frage über das Entstehen der Windungen noch immer als unbeantwortet betrachtet werden und es wird gerechtfertigt erscheinen, wenn ich meine eigenen Erfahrungen über Schlingpflanzen als kleinen Beitrag zur Klärung der Verhältnisse hier zur Darstellung bringe.

Veranlasst wurde ich zu diesen Untersuchungen durch Herrn Professor Dr. de Bary, welchem ich mit grösster Freude an dieser Stelle für seine überaus freundliche Hülfe und anregende Unterstützung meinen ergebensten Dank ausdrücke; den Ausgangspunkt bildete die obengenannte Schrift Schwendener's „Ueber das Winden der Pflanzen.“

Drei Componenten sind es, welche nach meinen Versuchen die Schlingbewegung zu Stande bringen; erstens die nutirende Bewegung der wachsenden Stengelspitze, zweitens der negative Geotropismus derselben und drittens die Reaktionsfähigkeit des Stengels auf einen andauernden seitlich in bestimmter Weise wirkenden Druck.

Ueber die erste dieser Componenten, über die rotirende Nutation, stimmen die Forscher überein. Sie wird ohne Mitwirkung äusserer Anstösse allein dadurch hervorgebracht, dass verschiedene Längslinien am Umfang des Sprosses fortschreitend stärker in die Länge wachsen, als die benachbarten, und zwar liegen die Stellen grössten Wachsthum in einer um den Stengel nach oben aufsteigenden, mit der Windungsrichtung coincidirenden Spirale. Dadurch geräth der ganze Sprossgipfel in eine beständige Bewegung, vermöge deren jeder Punkt der obersten Internodien Kreise oder Ellipsen beschreibt. Diese Bewegung bewirkt nicht nur das endliche Zusammentreffen mit einer in der Nähe befindlichen Stütze, sondern dauert auch nach demselben fort und bestimmt die Windungsrichtung. Das Winden tritt ein, sobald ein Punkt des circumnutirenden Stengels auf einen dauernden Widerstand trifft, der die fernere Nutationsbewegung nicht hindert. Dieser Widerstand wirkt nur als Berührungsreiz, wie wir weiter unten sehen werden, und es ist deshalb die durch Darwin geschaffene Vorstellungsweise, der Spross wickle sich in analoger Weise um die Stütze, wie ein im Kreise geschwungenes Tau, das man an eine Stange schlagen lässt, eine dem wirklichen Vorgange nicht entsprechende. Auch der Satz Pfeffer's:<sup>1)</sup> Winden tritt ein, sobald die circumnutirende Bewegung in entsprechender Weise aufgehalten wird, ist nach meinen Erfahrungen nicht richtig, denn ich werde bei den Versuchen über die Reizbarkeit windender Stengel zeigen, dass auch Berührung ohne die geringste Hinderung oder ein Aufhalten der Nutationsbewegung Winden veranlasst.

Die Nutationsrichtung und die Windungsrichtung fallen stets zusammen, und auch bei den Pflanzen, welchen die Constanz in der Richtung des Windens fehlt, bei welchen entweder verschiedene Sprosse desselben Stockes links oder rechts winden, *Polygonum complexum*, oder ein und derselbe Spross abwechselnd in verschiedenem Sinne windet, wie bei *Blumenbachia lateritia*, *Scyphantus elegans*, *Hibbertia deutata* etc., hängt die veränderte Windungsrichtung von einer aus bisher noch unbekannten Gründen in die entgegengesetzte Richtung sich umsetzenden Nutationsrichtung ab.

1) Pfeffer, l. c. pag. 204.

Jahrb. f. wiss. Botank. XV.



Das Zusammenfallen der Windungsrichtung mit der Richtung der Blatinserktionsspirale habe ich nicht immer bestätigt gefunden.

Gleichzeitig mit der rotirenden Nutation wirkt der negative Geotropismus auf die wachsenden Stengeltheile und die Bewegung der Stengelspitze oder besser jedes Punktes derselben ist die Resultante aus beiden. Vermöge der geotropischen Eigenschaft suchen die wachsenden Stengeltheile sich vertikal zu stellen und thun es in der That, sobald die Nutationsbewegung zu Ende geht, wenn die Stütze fehlt, oder wenn keine dauernde Berührung in vertikaler oder annähernd vertikaler Richtung stattgefunden hatte. Es ist richtig, dass sich spiralige Krümmungen auch bilden, wenn man auf irgend eine Weise einen Punkt des Stengels aufhält, z. B. durch Befestigen eines Punktes der Rückseite des nutirenden Sprosses, allein diese gebildeten Spiralen haben nichts zu thun mit normalen um die Stütze gebildeten Windungen; sie sind vorübergehend und gleichen sich, vorausgesetzt, dass die Pflanze normal weiter wächst, durch den Geotropismus vollständig wieder aus. Während, wie ich später ausführlich zeigen werde, bei normalen um eine Stütze gebildeten Windungen durch die Berührung vom Augenblick des Kontaktes an eine Längendifferenz der Innen- und Aussenseite des Stengels erzeugt wird, die eine nachherige vollständige Streckung der Windungen auch nach späterer Entfernung der Stütze durch den Geotropismus unmöglich macht, so bleiben hier die Kanten oder Seitenlinien nahezu gleich lang, und nur durch Erlöschen des Wachstums können solche Windungen dem Einfluss des Geotropismus entzogen und somit bleibende werden; ich komme hierauf weiter unten zurück.

Aus dem bisher Gesagten ergibt sich von selbst, dass wir mit diesen beiden Faktoren bei der Bildung normaler Windungen nicht auskommen, wir müssen als dritten Faktor eine Reaktionsfähigkeit des windenden Stengels auf einen dauernden Längsreiz annehmen. Ehe ich jedoch dazu übergehe, Argumente für die Existenz dieser Reizbarkeit zu erbringen, will ich vorher einen kritischen Blick auf die zweite der von Schwendener zum Winden als nöthig erachteten Bedingungen, auf das Ergreifen der Stütze durch den nutirenden Sprossgipfel, werfen. Die Schlingpflanze soll nach Schwendener in ähnlicher Weise, wie man etwa mittelst Daumen und Zeigefinger eine cylindrische Glasröhre oder ein Weinglas



zufassen pflegt, die Stütze ergreifen. Die Endknospe wird nach ihm von Zeit zu Zeit mit der Stütze in Berührung gebracht, der sichelförmige Raum zwischen Stütze und dem durch den Stengel gebildeten Bogen, welcher in den beiden sogenannten Kontaktpunkten endet, soll in Folge eines Bestrebens des Stengels, den Krümmungsradius zu verringern, allmählig kleiner und kleiner werden und verschwinden und dadurch der Stengel der Stütze angedrückt und die Windung vollendet werden. Die Kontaktpunkte rücken continuirlich nach oben fort und die Stütze wird im Verlauf des Windens immer in derselben Weise ergriffen. Dieses periodische Ergreifen der Stütze hat sich schon deshalb als ganz zufällig und nebensächlich erwiesen, und kann unmöglich als zum Winden erforderlich gelten, als es nur in besonderen Fällen beobachtet wird, als es dagegen gerade die besten Schlinger, zu denen auch die Schwendener'sche Versuchspflanze, die *Calystegia dahurica* gehört, in den weitaus meisten Fällen während des regelmässigen Windens nicht zeigen. Stengel von *Calystegia dahurica* liess ich um Glas und Seidenfäden von minimaler Dicke (0,5 mm) winden; sie vollendeten zahlreiche Windungen, ohne mit dem frei nutirenden Ende sich der Stütze angelegt zu haben, ohne die Stütze ergriffen zu haben (siehe Figur 2 und 4). Geschah dies Anlegen wirklich, so wurde, auch wenn ich die Spitze sofort von der Stütze wieder entfernte, das regelmässige Winden trotzdem fortgesetzt. Auch auf die extremen Fälle bei Anwendung sehr dicker Stützen passt diese Auffassung nicht. Legte ich nämlich derselben Pflanze Glasröhren von 15 mm und mehr Durchmesser vor, so bildeten sich zahlreiche Windungen, wobei die Stengel der Stütze bis auf ein kleines, meist kaum 1 cm langes freies Ende, welches sich bisweilen in Folge der Nutationsbewegung abhebt, anlagen. Schwendener führt selbst diesen Fall an anderer Stelle mit den Worten an: „Die Pflanze wächst auf der Oberfläche einer solchen (sehr dicken) Stütze gleichsam kriechend mit stetig angeschmiegttem Gipfel fort und bildet regelmässige Windungen.“ Auch hier kann also von dem oben dargestellten Mechanismus nicht die Rede sein (siehe Figur 3). Wendet man, wie Schwendener es gethan, Stützen von ca. 10 mm an, so kommt allerdings die nutirende Spitze oft in Berührung mit der Stütze, es ist aber zufällig und eben deshalb ohne Bedeutung; denn hebt man auch hier die Spitze

sofort ab (ohne den nun sich abspielen sollenden Process der Verkürzung des Krümmungshalbmessers und des allmäligen Anlegens des Nutationsbogens an die Stütze abzuwarten), so geht auch hier dennoch das regelmässige Winden ungestört von Statten. Unmöglich kann Schwendener das Ergreifen der Stütze auf die beschriebene Weise für den Hopfen in Anspruch nehmen, der doch in der ausgezeichnetesten Weise windet. Kräftige Stengel von *Humulus Lupulus*, die ich an gespannten Drähten und Bindfäden winden liess, vollendeten zehn, zwölf und noch mehr regelrechte Windungen, ohne auch nur ein einziges Mal mit der immer frei nach aussen abstehenden Spitze oder einem in deren Nähe liegenden Punkte die Stütze berührt zu haben. Figur 5 stellt das nutirende Ende eines um einen dünnen Metalldraht nutirenden Hopfenstengels dar. Ich beobachtete weiter, dass einige Schlingpflanzen, *Tamus communis* und *Dioscorea villosa* die Eigenthümlichkeit haben, den ganzen Sprossgipfel in einer Länge von 1 dm und mehr beständig in einem steilen Bogen nach unten gerichtet zu halten. (Diese Krümmung ist jedenfalls durch positiven Geotropismus veranlasst, denn beim Drehen am Klinostaten streckten sich abgeschnittene Sprossgipfel ziemlich gerade. Hängt man solche verkehrt auf, so dass der Bogen nach oben offen ist, so biegt sich in kurzer Zeit die Spitze, während nebenher lebhafte Nutationskrümmungen ausgeführt werden, steil nach unten.) Bis zur Anfangsstelle dieses Bogens reichen die fertigen Windungen. Hier ist es demnach unmöglich, dass die Stengelspitze irgend welche Rolle beim Winden selbst spielt: ein Ergreifen der Stütze durch die Stengelspitze ist vollständig unausführbar, und doch winden die genannten Pflanzen regelmässig um ihre Stützen.

Kam bei den Versuchen mit verhältnissmässig dünnen Stützen (1–6 mm) die Stengelspitze oder ein ihr naheliegender Punkt in der That zum Anlegen an die Stütze, so betrug die Entfernung dieses sogenannten oberen Kontaktpunktes vom unteren in vielen Fällen  $120^\circ$  und weniger; hierbei wird die Wirkungsweise des greifenden Endes nach der Schwendener'schen Auffassung hinfällig.

Der im dritten Paragraphen der Schwendener'schen Schrift beschriebene Versuch, der den Vorgang des Ergreifens der Stütze verdeutlichen soll, trägt, wie ich glaube, wenig Beweiskraft in sich. Warum sollte die Pflanze nicht winden? Es liegt keine Veranlassung



vor, das Winden einzustellen, da durch den Draht ts (Fig. 9) die Stütze, wenn auch im Raume beweglich, für die Schlingpflanze in eine genügend feste verwandelt wird.

Das Ergebniss dieser Betrachtungen ist, dass das Ergreifen der Stütze durch den Sprossgipfel im Schwendener'schen Sinne in den weitaus meisten Fällen überhaupt nicht stattfindet, dass es mithin beim Winden entbehrlich ist und nicht als nothwendige Bedingung für dasselbe betrachtet werden darf. Bei ca. 1 cm dicken Stützen, wie sie Schwendener für *Calystegia* dah. meist zur Anwendung brachte, kommt zufällig das Anlegen der Spitze relativ häufig vor, aber auch nur für diesen Spezialfall ist die Schwendener'sche Anschauungsweise gemacht und passend, für die Mehrzahl der Fälle aber ist sie durchaus nicht anwendbar.

Schon oben nahm ich als einen beim Winden mitwirkenden Faktor eine Reaktionsfähigkeit des Sprossgipfels auf eine dauernde, einseitige Berührung in Anspruch, und ich will in Folgendem einige Versuche, die ich aus einer grossen Reihe zu demselben Zwecke angestellter herausgreife, anführen, welche, wie mir scheint, die Reizbarkeit windender Stengel ausser allen Zweifel setzen, welche uns zwingen, derselben eine nothwendige Mitwirkung zuzuschreiben, und darauf hindeuten, dass wahrscheinlich zwischen den auf Druck ausserordentlich schnell und stark reagirenden Ranken und den Stengeln der Schlingpflanzen ein continuirlicher Uebergang besteht. Die Versuche, welche bisher zum Nachweis der Reizbarkeit angestellt worden sind, sind in der That wenig beweisend und oft schwer zu beurtheilen, weil sie uns nur mit sehr mangelhafter Genauigkeit überliefert sind. Darwin rieb nutirende Sprossgipfel und band an andere eine leichte Holzgabel, ohne Windungen oder Krümmungen zu erhalten. Der erste Versuch entzieht sich unserer Beurtheilung, weil wir nirgends erfahren, wo und wie Darwin die Pflanzen gerieben hat; der zweite Versuch konnte kein Resultat ergeben, denn, wie wir bald sehen werden, ruft dauernder Druck eine Verkürzung oder besser ein Kürzerbleiben der gedrückten Seiten des Internodiums hervor. Da jene Holzgabel jedenfalls auf zwei einander gegenüberliegende Seiten des Stengels drückte, konnte eine Krümmung nicht entstehen, wohl aber eine, wenn auch unbedeutende Torsion des so behandelten Stengels. Ebenso wenig beweist der Drehwagenversuch

von de Vries, den Schwendener wiederholte, etwas gegen die Reizbarkeit, wofür ich die Gründe bereits im historischen Theil dieser Abhandlung anführte und unten kurz wiederhole. De Vries beschreibt den Versuch nicht näher, und wenn Schwendener ihn so anstellte, wie ihn die Figur 7 seiner Tafel darstellt, so ist es nicht merkwürdig, dass er ein negatives Resultat ergab, denn die noch unentwickelten, stark im Wachsthum begriffenen Internodien der Stengel sind wenig oder gar nicht reizbar, um so mehr aber die weiter von der Spitze entfernteren, deren Längenwachsthum beinahe erloschen ist. Schwendener legte die Stütze in der Region des obersten Kontaktpunktes an, also an ganz unentwickelte Internodien, was eben etwas zu hoch war. Ausserdem ist nur eine andauernd Berührung im Stande, eine Reizkrümmung hervorzurufen. Beim Drehwagenversuch ist auch diese Bedingung nicht erfüllt, denn während sich der nutirende Sprossgipfel im Raum fortbewegt, ändert sich fortwährend die Lage des Berührungspunktes oder der Berührungslinie des Stengels mit der beweglichen Stütze, mag letztere nun an der vorangehenden Seite anliegen und passiv fortgeschoben werden, oder an der Rückseite und vermöge der Fadentorsion folgen.

Ich unternahm daher, um der Lösung der Frage nach der Reizbarkeit näher zu kommen, andere Versuche. Dabei lag die Hauptschwierigkeit darin, dass sich in den meisten Fällen etwaige Reizkrümmungen und Nutationskrümmungen nicht leicht auseinanderhalten lassen, dass beide sich combiniren und verdecken. Trotzdem folgt aus meinen Versuchen und den sich an dieselben anschliessenden Betrachtungen mit positiver Nothwendigkeit, dass die windenden Internodien der Schlingpflanzen gegen dauernde Berührung empfindlich sind und dass die dauernd berührte Seite im Wachsthum hinter den übrigen zurückbleibt.

Versuch I. Einer kräftigen regelrecht nutirenden Calystegis wurde das eine Ende eines senkrecht herabhängenden Fadens, dessen anderes Ende lose über einen horizontalen Glasstab gelegt war, als Stütze geboten. Da dieser Seidenfaden nirgends befestigt war, gab er jeder Bewegung des nutirenden Stengels mit Leichtigkeit nach und wurde daher in Folge der kreisenden Nutationsbewegung leicht um den Stengel gewunden. Nun hätte, da der Faden die Nutations-



durchaus nicht hindernd beeinflussen konnte, der Stengel sich allmählig durch den continuirlich wirkenden Geotropismus vollkommen gerade strecken müssen, wie es jeder frei ohne Stütze nutirende unter gleichen Verhältnissen bald that; allein mit Leichtigkeit konnte man erkennen, dass der Stengel spiralig gekrümmt war und blieb, dass alle den Faden berührenden Stellen concav geworden waren. Diese Spiralkrümmung wurde durch den Geotropismus nicht wieder ausgeglichen, sie war bleibend. Es war also die einfache Berührung des Seidenfadens, welche ein Kürzerbleiben der berührten Stengelparthien verursachte. Je steifer und unbiegsamer der Faden resp. Draht wird, desto bedeutender wird die Spiralkrümmung des Stengels, desto auffälliger der Längenunterschied zwischen der berührten Seite und der ihr gegenüberliegenden. Figur 1 der Tafel stellt diesen Versuch dar; st ist der Calystegiestengel, s der lose herabhängende Seidenfaden. — Figur 6 ist ein im Freien oft aufzufindendes Analogon. st ist wiederum der Stengel einer Ackerwinde (*Convolvulus arvensis*), welche ihre Windungen um ein zartes jeder Bewegung nachgebendes Grasblatt gebildet hat.

Versuch II. Der Plan des zweiten Versuchs war durch den ersten gegeben. Die Internodien einer unter möglichst gleichbleibenden äusseren Verhältnissen stehenden Schlingpflanze erreichen, wie mich die Erfahrung lehrte, an derselben Stütze nahezu gleiche Längen. Liess man auf ein Internodium eines um einen dünnen Draht mit grosser Regelmässigkeit windenden Stengels einen leisen Druck auf möglichst viele Punkte wirken, z. B. durch Ueberlegen einer Spirale aus haarfeinem Platinadraht oder durch Umwickeln eines Seidenfadens um das Internodium, so war zu erwarten, dass dieses Internodium im Wachsthum hinter den übrigen zurückbleiben werde, was sich an verschiedenen Calystegiapflanzen bestätigte. An Stelle des Drahtes wendete ich noch Glimmerblättchen an, zwischen welche ich den Stengel leicht einklemmte, der Erfolg war derselbe.

Versuch III. Auch durch anhaltendes leises Reiben oder Streichen einer Convexseite, welches man z. B. von Sekunde zu Sekunde wiederholen kann, wandelt sich dieselbe stets und allmählig in eine concave um; das Gleiche gelingt durch Aufsetzen kleiner Reiter von Glas oder Platinadraht; im letzten Falle sah ich immer

kleine sattelförmige Einbiegungen im Stengel, und an der Stelle der grössten Concavität befanden sich die drückenden Gewichtchen, die, da sie meist nur Bruchtheile eines Millegrammes betrugen, ausschliesslich durch Berührung als Reiz und nicht mechanisch drückend oder biegend wirkten. Wie ich schon oben bemerkte, treten bei diesen Versuchen immer die Nutationskrümmungen störend auf und durch sie kann die Beurtheilung leicht gefälscht werden.

Wie bei allen Reizerscheinungen fällt auch hier eine Disproportionalität zwischen Reizursache und Reizwirkung sofort ins Auge, wenn ein kaum bestimmbares Gewicht wie im Versuch III oder eine leise Berührung wie in den Versuchen I und II Krümmungen eines immerhin dicken und verhältnissmässig steifen Stengels hervorruft. Auch zwei andere nothwendige Merkmale aller Reizerscheinungen kann man ohne Mühe erkennen, die Reizfortpflanzung und die damit zusammenhängende Nachwirkung. Wächst z. B. eine Schlingpflanze über ihre Stütze hinaus, so ist noch eine Strecke lang der freie Sprossgipfel scharf spiralig gekrümmt, schärfer als der meist viel flacheren Nutationskrümmung entsprechend, und erst bei weiterem Wachsthum streckt sich der Stengel gerade und zeigt vor da ab sammt seinem Zuwachs nur noch unbedeutende, viel flachere Krümmungen, weshalb der frei nutirende Theil meist die Form eines langgestreckten S annimmt.

Nach dem zweiten zum Nachweis der Reizbarkeit windenden Stengel ausgeführten Versuche musste man erwarten, dass die Stützendicke einen Einfluss auf die Länge der Internodien ausüben werde und zwar liess sich voraussehen, dass, da der Gegendruck der Stütze auf das Internodium mit ihrem Durchmesser zunehmen muss, die Internodien an dicken Stützen am kürzesten sein würden, dass ihre Länge steigen würde mit der Abnahme der Stützendicke und dass die Internodienlängen ihr Maximum erreichen würden, wenn der Stengel um feine Fäden oder ganz frei wächst. Der Geotropismus sucht den windenden Stengel zu strecken, in die Längsachse der Stütze zu stellen. Daran hindert ihn die Stütze, und zwar um so früher und energischer, je dicker die Stütze ist, um so später und schwächer, je dünner sie ist. Jeder Punkt des Stengels möchte sich nach der Axe der Stütze hin bewegen, übt also einen Druck auf die Stützenoberfläche aus. Der Gegendruck der Stütze wird nun wie in

**Versuch II** das Wachsthum verlangsamend auf die berührte Seite des Stengels wirken und, da in Folge von eintretenden (wie wir später sehen werden, nie fehlenden) Torsionen successive immer andere Seitenlinien des Stengels mit der Stütze in Berührung kommen, auch das Gesamtwachsthum des Internodiums vermindern. Schon der Augenschein und mehr noch genaue Messungen, denen folgende Maasszahlen entnommen sind, lehrten, wie diese a priori nothwendige Consequenz sich in Wirklichkeit vollkommen bewahrheitet. Die Internodien eines und desselben Stengels ändern sich meist auffallend plötzlich beim Uebergang von einer Stützendicke zur anderen, während sie an derselben Stütze weiterwindend, nahezu gleiche Internodienlänge beibehalten; kleine Unregelmässigkeiten, die jedoch nicht im Geringsten die Richtigkeit der Interpretation dieser Erscheinung in Frage zu setzen vermögen, sind auf Kosten kleiner Vegetationsänderungen der Versuchsobjekte zu schreiben, weshalb man eine möglichste Constanz der äusseren Lebensbedingungen der Versuchspflanze anstreben muss. —

- I. Ein *Calystegia*-stengel zeigte folgende Internodienlängen:  
(die untersten Internodien, welche überhaupt noch nicht winden, lasse ich unbeachtet, weil sie stets auffallend kurz sind).
  - a) freigewachsen und stark homodrom tordirt  
L = 79, 71, 55, 65, 59, 65, 55, 58 mm.
  - b) um eine 17,5 mm dicke Stütze gewunden und antidrom tordirt  
L = 41, 42, 44, 41, 49, 46, 46 mm.
  - c) abermals frei gewachsen mit starker gleichsinniger Torsion  
L = 68, 64, 55, 56, 55.  
(die folgenden Internodien nehmen rasch an Länge ab, weil sie noch im Wachsen begriffen sind).
- II. *Calystegia dahurica*.
  - a) frei gewachsen, stark homodrom tordirt  
L = 73, 73, 62 mm.

b) gewunden um eine 3 mm dicke Stütze, schwach homodrom tordiert

L = 48, 44, 39 mm.

c) frei gewachsen, starke homodrome Torsion zeigend.

L = 58, 63, 73, 75 mm.

d) gewunden um eine 2,5 mm dicke Stütze schwach, stellenweise nicht tordiert

L = 55, 42, 43, 37, 35, 36 mm.

### III. Calystegia duhurica.

a) frei, stark homodrom tordiert

L = 50, 69, 70, 72 mm.

b) gewunden um einen Glasfaden von 0,5 mm Dicke, stark homodrom tordiert

L = 50, 50, 46, 46, 48 mm.

c) gewunden; Stützendicke = 5 mm, schwach homodrom tordiert

L = 40, 30, 34, 34, 35, 33, 35.

d) frei, stark homodrom tordiert

L = (47) 56, 77, 58, 56.

Sehr instruktiv sind folgende beiden Zahlenreihen; die erste derselben stellt die Längen der aufeinanderfolgenden Internodien einer Calystegia dahurica dar, welche regelmässig um eine 13 mm dicke Glasröhre gewunden hatte, während die zweite die Länge der Internodien einer Pflanze der gleichen Art wiedergibt, welche in breiten Windungen um eine konische, von unten nach oben sich stark verjüngende Holzstütze erzeugt hatte. Der Durchmesser der Holzstütze betrug am unteren Ende 31 mm, am oberen dagegen nur 6 mm.

I.	1. = 32.	7. = 32.	
von unten	2. = 28.	8. = 27.	
	3. = 32.	9. = 26.	
	4. = 26.	10. = 26.	
	5. = 28.	11. = 22.	} noch nicht ausgewachsen
	6. = 27.	12. =	



II. a. Stützendicke	Internodienlängen
von 31 mm	(64).
unten	55.
	55.
bis	65.
	65.
	62.
	72.
	85.
6 mm	78.
oben	95.
	92. } frei gewachsene
	95. } Internodien.
	110. }
	112.
	110.

Ipomaea sibirica.	
Stützendicke	frei gewachsen
5 mm	50, 48, 48, 40, 38, 40 mm.
18 -	2 Windungen mit antidr. Torsion 30, 32 mm.
14 -	2 Windungen, Torsion antr. 32, 36 mm.
4 -	37, 36, 37, 38 mm.
0	frei gewachsen.
	48, 48, 50, 35, 35
	noch nicht ausgewachsen.

Aehnliche Zahlenreihen erhielt ich bei Messungen der Internodienlängen von *Phaseolus multiflorus* und *Humulus Lupulus*, die ich die verschiedensten Stützen umschlingen liess. Freilandpflanzen sind zu diesem Zwecke nur zu gebrauchen, wenn sie an vor Wind ganz geschützten Orten und unter sonst möglichst gleichbleibenden Verhältnissen wachsen (gleichmässige Licht- und Wasserzufuhr etc.). Da diese Bedingungen bei den mir zu Gebote stehenden Freilandpflanzen, wie *Menispermum canadense*, *Akebia quinata*, *Tamus communis*, *Dioscorea villosa* etc. nicht erfüllt waren, verzichtete ich darauf, sie zu genauen Messungen derart zu verwenden.

### Neigungswinkel der Windungen.

Unter welchem Winkel die Windungen einer Schlingpflanze ansteigen, ist eine Frage, welche bisher noch wenig diskutirt worden ist. Bei oberflächlicher Betrachtung scheint die Neigung der Windungen regellos zwischen den weitesten Grenzen zu variiren; untersucht man dieselbe aber genauer und bringt man sie in Beziehung mit den jedesmal gegebenen Verhältnissen, so ergibt sich sehr bald eine nicht zu verkennende Gesetzmässigkeit. A priori können wir erschliessen, dass die Neigung abhängen wird von zwei Umständen: erstens von der Dicke der Stütze und zweitens von der durch erster modificirten Grösse der Verkürzung der berührten Seite des windenden Stengels. Es ist vorauszusehen, dass mit abnehmender Dicke der Stütze die Windungen steiler werden müssen, weil dann der Raum für die geotropische Aufwärtskrümmung sich mehr und mehr vergrössert. Die Steilheit wird ihr Maximum erreichen beim Winden um einen lose herabhängenden, nachgebenden Faden von minimaler Dicke und wird mit wachsendem Stützendurchmesser sich vermindern, um beim Winden um die grösste noch zulässige Stützdicke ihr Minimum zu erreichen. Ferner wird der Neigungswinkel mit der Verkürzung der berührten Seite in Wechselbeziehung stehen. Die geotropische Aufwärtskrümmung wird bei dicken Stützen der Stengel früher zum Anliegen an die Stütze bringen, als bei dünneren; es beginnt die Berührung mit der Stütze früher zu wirken, die Längendifferenz zwischen Innen- und Aussenseite des Stengels wird im ersten Falle beträchtlicher als im zweiten. Da nun weiter, wie eine geometrische Betrachtung der Verhältnisse lehrt, die Längendifferenz zwischen Aussen- und Innenseite am bedeutendsten ist bei horizontaler Richtung der Windungen und kleiner wird mit wachsendem Neigungswinkel, um bei senkrechter Lage des Stengels gleich 0 zu werden, so resultirt daraus ohne Weiteres, dass bei dicken Stützen

Neigung der Windungen sich mehr der horizontalen nähern, während mit dem Dünnerwerden der Stütze wegen geringerer Verkürzung der berührten Seite die Neigung mehr nach der Vertikalen hin variiren wird.

Es lässt sich geometrisch leicht entwickeln, dass die Differenz zwischen der Innen- und Aussenkante eines gewundenen Stengels die grössten ist bei horizontaler Lage der Windung; sie ist dann einfach die Differenz zwischen dem Umfang des durch die Aussenkante und dem Umfang des durch die Innenseite gebildeten Kreises. Sowie die Windung einen Winkel mit der Horizontalen bildet, verwandeln sich die Kreise in parallele Schraubenlinien, deren Längenunterschiede sich ebenfalls mit Leichtigkeit berechnen lassen.

Drücken wir z. B. die Neigung der Windungen durch die Abstände der einzelnen Windungsumgänge aus, und durchlaufen diese Abstände bei einer Stützendicke von 5 mm und einem Stengeldurchmesser von 1,5 mm die Werthe von 0; 5; 10; 20; 40; 60; 80 mm, so durchwandern in runden Zahlen ausgedrückt die dazu gehörigen Längendifferenzen die Werthe von 9,5; 9; 8; 6; 4; 3; 2,5 mm. In anderen Worten, mit kleiner werdenden Längendifferenzen zwischen Innen- und Aussenseite muss der Neigungswinkel der Windungen wachsen. In der That konnte ich diese theoretischen Consequenzen der Wirklichkeit vollkommen bestätigt finden, was nachstehende Tabellen in verschiedener Weise darlegen sollen.

Durchmesser    Neigungswinkel.    Windungsabstand.    Mittel aus  
der Stütze.

0,5 mm . . .	75°	6—7 mm	5
2,5 - . . .	—	14—15 -	11
4 - . . .	69—70°	19—20 -	16
5 - . . .	67°	24—26 -	6
12 - . . .	64°	— -	—
13 - . . .	61°	— -	—
17,5 - . . .	56°	92—96 -	5
21 - . . .	32°	80—85 -	5

Windungen.

Ein gesundes Exemplar von *Calystegia* hatte um eine konische,

von 3,1 mm bis zu 6 mm Durchmesser sich verjüngende Stützwunden und zeigte folgende Neigungswinkel:

Durchmesser der Stütze.	Neigung der Windungen
29 mm	36°
28 -	39°
22 -	43°
17 -	48°
16 -	48°
12,5 -	50—51°
7 -	53°
6 -	59°

Um 1 mm dicke Drähte und dünne Seidenfäden gewunden derselben Pflanze waren um 80° gegen die Horizontale geneigt.

Ein Exemplar von *Menispermum canadense* zeigte folgende Verhältnisse an einer konischen Stütze von 31—11 mm Durchmesser:

Stützendurchmesser.	Neigungswinkel.	Internodienlänge
31 mm	45°	70
26 -	58°	78
23,5 -	62°	76
21 -	63°	80
17 -	68°	80
14 -	70°	95
11 -	74°	110

Dagegen hielten die Windungen eines anderen Stengels derselben Pflanze um eine 22 mm dicke Stütze einen Neigungswinkel von 63—64°, die eines dritten Stengels um eine Stütze von 27 mm Durchmesser einen Neigungswinkel von 55° constant inne. Schneider giebt für *Ipomaea* für eine 6 mm dicke Stütze einen Neigungswinkel von 76°, für 1,5 cm Stützendurchmesser 58° Neigung.

An *Humulus Lupulus* fand ich folgende Werthe als zusammengehörig:



Stützendicke.	Neigungswinkel, Mittel aus je 6 Messungen.
5 mm . . . . .	70°
7 - . . . . .	65°
12 - . . . . .	63°
20 - . . . . .	63°
35 - . . . . .	60°
38 - . . . . .	62°
45 - . . . . .	60°
46 - . . . . .	56°
51 - . . . . .	54°
55 - . . . . .	50°
58 - . . . . .	53°
62 - . . . . .	50°
70 - . . . . .	47°
76 - . . . . .	43°
80 - . . . . .	45°

Ein nachträgliches Steilerwerden der fertigen Windungen, wie es die Vries als wahrscheinlich hinstellt, habe ich, wie es schon Schwendener erging, nicht beobachten können. Die Windungen blieben in allen Fällen unverändert, was man am leichtesten daran erkennen kann, dass die einzelnen die Windungen treffenden Theile einer parallel zur Stützenachse gezogenen Linie sich nicht nachträglich verschieben, sondern genau in der geraden Linie angeordnet bleiben.

Nach dem oben Gesagten stimmen die schlingenden Stengel mit den Ranken darin überein, dass dauernder Contact bei Beiden eine relative Wachstumsverlangsamung an der berührten Seite bewirkt, die zur Umschlingung der Stütze führt; bei Beiden ist eine Reizfortpflanzung aus der continuirlich concaven Einkrümmung der zunächst über der Berührungsstelle liegenden Partie unmittelbar ersichtlich. Wird die Stütze rechtzeitig beseitigt, so vermögen Beide leichte Krümmungen und selbst ganze Windungen, unter Mitwirkung des Geotropismus bei den Schlingpflanzen und Bildung von Torsionen, wieder auszugleichen. Im Allgemeinen reagiren die Stengel der Schlingpflanzen viel langsamer und träger als die Mehrzahl der Ranken und kommen vielleicht nur den wenigst empfindlichen unter

den Ranken, wie denen von *Ampelopsis*, *Smilax* etc. gleich. Während bei den Ranken die Concavseite nach der Berührung entweder nur im Wachsthum zurückbleibt oder gar nicht mehr wächst, oder sogar sich verkürzen kann, wie de Vries<sup>1)</sup> 1873 nachwies, kommt bei den Schlingpflanzen nach meinen bisherigen Messungen, die alle anzuführen ich hier unterlasse, nur der erste Fall vor; immer vergrößerten sich auch die Distanzen der auf der Concavseite angebrachten Marken. Trotzdem wird die Längendifferenz zwischen Concav- und Convexseite eine sehr beträchtliche. Sie betrug nach direkter Vergleichung der durch sorgfältige Schnitte abgelösten Innen- und Aussenseite z. B. bei

Calystegia dahurica.			
Stützendicke in mm	Stengeldicke in mm.	Länge der Aussenseite	Innenseite in mm.
3,5	1,5	42	36
5	1,5	65	60
5	2,5	90	77
10	3	59,5	52,5
10	3	102	93,5
Menispermum canadense.			
13	3	83	80
-	-	97	93
-	-	88	84,5
-	-	70	67
-	-	71,5	68
22,5	2	62	56
-	-	47	41
-	-	45,5	42

Nicht nur verschiedene Arten der Schlingpflanzen, sondern auch Individuen derselben Art reagiren ungleich stark auf den Druck d. Stütze, d. h. die besprochene bleibende Längendifferenz ist bei verschiedenen Individuen auch unter sonst gleichen Verhältnissen, bei gleicher Stengel- und Stützendicke, nicht gleich; eine unmittelbare Folge davon ist, dass die Neigung der Windungen verschiedene

1) de Vries. Längenwachsthum der Ober- und Unterseite sich krümmen der Ranken. Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg. Bd. I pag. 314 ff.

Arten, respektive Individuen derselben Art ceteris paribus variiren kann. So betragen z. B. die Neigungswinkel von  
 bei der Stützdicke      *Calystegia dah.*      *Menisp. canad.*

von		
13 mm	61°	68°
22 -	43°	65°
32 -	35°	59—60°

*Menispermum canadense* ist eine verhältnissmässig steil windende Pflanze, *Calystegia dahurica* und *Ipomaea sibirica* dagegen winden weniger steil. Innerhalb einer und derselben Art pflegen lebhaft wachsende Individuen in grösserem Winkel gegen die Horizontale geneigt zu sein, als langsam wachsende. Indem man die Wachstumsenergie eines Sprosses künstlich herabsetzt durch Entfernung der Blätter und verminderte Wasserzufuhr, kann man denselben veranlassen, Windungen von geringerer Neigung gegen die Horizontale zu produziren, als ihm im normalen Zustande zukommen. Zum Theil kommt dieses Flacherwerden der Windungen natürlich in diesem Falle auf Rechnung des Geotropismus, der ja bei weniger lebhaft wachsenden Organen an Wirksamkeit verliert.

### Torsionen.

Eine mit dem bisher Gesagten in vielfacher Wechselbeziehung stehende Erscheinung an windenden Stengeln sind die Torsionen derselben. Die Annahme Mohl's, die Torsion in den älteren Internodien sei Ursache des Windens, wurde, wie wir schon im historischen Theil dieser Abhandlung sahen, von Palm nicht getheilt. Schon die Pflanzen, deren gewundener Theil eine der Windungsrichtung entgegengesetzte Torsion erhält, mussten die Mohl'sche Ansicht stürzen. Die Torsionen treten vielmehr erst später auf, wenn der Stengel, fand er eine Stütze, sich bereits um diese gewunden hat, oder wenn er ohne Stütze die Nutationsbewegung bereits vollendet hat. Den jungen Internodien fehlen sie stets. Sowohl während des Längenwachstums, häufig, wenn dasselbe dem Erlöschen nahe ist, bilden sich Torsionen aus, die, wie schon aus Mohl's Angaben zu ersehen ist, in Bezug auf Zahl und Steilheit

spezifisch und individuell verschieden sind. Es ist nothwendig, um klar über die Torsionserscheinungen zu werden, von vornherein zwei Fälle von einander zu trennen, namentlich die sogenannte scheinbare Torsion, welche eine Torsion überhaupt gar nicht genannt werden dürfte, da sie nichts mit einer solchen gemein hat, als die äussere Erscheinung, von der wirklichen. Die scheinbare Torsion ist stets der Windungsrichtung gegenläufig, antidrom, und kommt aus rein stereometrischen Gründen zu Stande; nach ihr scheint ein und dieselbe Seitenlinie, die parallel der Achse des Stengels läuft, durch das Winden einen scheinbaren spiraligen Verlauf zu erhalten, d. h. sie scheint von aussen über oben nach innen zu rücken, um endlich wieder nach aussen zurückzukehren. Sehen wir aber genauer zu, so bemerken wir bald, dass, trotzdem die Seitenlinien nach der Achse parallel laufen, was bei einer wirklichen Torsion nicht ist: diese scheinbare Torsion müssen wir berücksichtigen, eben weil sie nur scheinbar ist, weil sie, wollte man sie vernachlässigen, die Beurtheilung der gleich zu nennenden wirklichen Torsion falsch würde. Fig. 9a stellt die scheinbare Torsion eines Stengels da. Wie Schwendener trigonometrisch berechnete, beträgt diese scheinbare Torsion für runde Stützen bei einem Neigungswinkel von  $45^\circ 25' 26''$  pro Windung, d. h. eine ursprünglich aussenliegende Seitenlinie erreicht nach 1,4 Windung wieder die Aussenseite. Mit der Neigung der Windungen zur Horizontalen nimmt ceteris paribus der Betrag der scheinbaren Drehung zu und ab, so zwar, dass Torsionen um so stärker zu werden scheinen, je steiler die Windungen sind. Für eine zehnkantige, also annähernd runde Stütze berechnete Schwendener für verschiedene Neigungswinkel z. folgende Werthe der scheinbaren Torsion:

Neigung der Windungen.	Scheinbare Torsion der Windung.
$45^\circ$ . . . . .	$258^\circ 40'$
$55^\circ 32'$ . . . . .	$300^\circ$
$65^\circ$ . . . . .	$328^\circ 20'$
$75^\circ$ . . . . .	$348^\circ 20'$
$85^\circ$ . . . . .	$358^\circ 40'$
u. s. f.	



und seine Beobachtungen zeigen, wie wenig die wirklichen Werthe hinter den berechneten zurückbleiben.

Aus dem Gesagten folgt direkt, dass ein nicht tordirt erscheinender Stengel, bei dem also eine aussenliegende Kante oder Seitenlinie immer auf der Aussenseite weiter verläuft, in Wirklichkeit homodrom tordirt sein muss und zwar so viel, dass die nothwendige scheinbare Torsion ausgeglichen wird. Man kann sich diese Thatsache am einfachsten mit Hülfe eines biegsamen Internodiums oder eines Gasrohres veranschaulichen, auf das man parallel der Längsachse eine Seitenlinie markirt. Soll diese beim Winden um eine Stütze immer aussen bleiben, so ist es nothwendig, dass man das Internodium mit der Hand fortwährend in der Windungsrichtung tordirt. Als „nicht gedreht“ ist demnach nicht ein gewundener Stengel zu bezeichnen, bei dem durchgehends die nemliche Kante auf der Aussenseite der Windungen verläuft, wie Schwendener (l. c. pag. 1102) will, sondern ein Stengel, der nur die scheinbare antidrome Torsion zeigt. Das ist der Nullpunkt, von dem man bei Bezeichnung der wirklichen Torsion eines Stengels ausgehen muss. Die wirkliche Torsion kann zwei verschiedene Formen annehmen und auf mehrfache Art entstehen; sie ist entweder homodrom oder antidrom, je nachdem ihre Richtung mit der Windungsrichtung zusammenfällt oder ihr entgegengläuft. Die homodrome Torsion (Fig. 9b) entsteht theils aus inneren Wachstumsursachen dadurch, dass die peripherischen Theile des Stengels mehr wachsen, als die centralen, theils ist sie das Resultat der streckenden Wirkung des negativen Geotropismus der windenden Stengel; denn schon dadurch, dass der eine Spirale bildende und torsionslose Stengel durch den Geotropismus bei durch die Nutation verhinderter Rückwärtsbewegung (diese Bedingung ist nicht zu übersehen) der Spitze gestreckt wird, erhält derselbe homodrome Torsionen, zu welchen sich die erstgenannte hinzugesellt. Die antidrome Torsion (Fig. 9c) entsteht nur durch äussere Einflüsse, durch den Widerstand der Stütze u. s. w., was daraus hervorgeht, dass man sie auch an dünnen Stützen, an denen sonst nur homodrome Torsionen auftreten würden, durch Erhöhung des Reibungswiderstandes z. B. durch Raummachung der Stütze vermittelst eines umgewundenen Fadens etc. hervorrufen kann. In analoger Weise erfolgt sie oft, wenn ein Blatt durch Zufall zwischen

bei **sehr** dünnen Stützen, Fäden etc. ist daher die Grösse der **homodromen Torsion** oft sehr bedeutend und kommt der ganz frei wachsenden **Internodien** sehr nahe. Die Sätze Schwendener's: „jede **Schlingpflanze**, die regelmässig windet, erscheint daher in den älteren **ausgewachsenen Internodien** stets gegenläufig gedreht“, und weiter „**jene** der Windungsrichtung gleichsinnigen Drehungen finden nur **statt**, wenn die Pflanze an der Stütze ausgleitet oder über dieselbe **hinauswächst** oder aus irgend welchen anderen Gründen an der **regelmässigen** Herstellung des Contactes verhindert wird; sie fallen in die Zeit des Nichtwindens und müssen folglich als Störungen bezeichnet werden, die bei regelmässigem Winden gar nicht **vorkommen**“, sind daher vollkommen unhaltbar und beruhen auf der durch die Wahl zu dicker Stützen bedingten Unvollständigkeit seiner Beobachtungen.

Die Besprechung der Torsionen veranlasst mich, noch auf einen Punkt zu kommen, in dem ich mit Schwendener nicht übereinstimme. Wie Schwendener bereits anführt, kann die Krümmung der windenden Stengel beim Anlegen an die Stütze auf doppelte Weise zu Stande kommen, erstens, dass die jedesmaligen Biegungen um **Quergestellte**, also zur Längsachse des Stengels senkrechte, oder zweitens, dass sie um zur Längsausdehnung des Stengels schiefe **Achsen** stattfinden. In jenem Falle erscheint eine auf den Stengel **gemalte**, den Kanten parallele Linie nach dem Winden **antidrom tordirt** (scheinbar antidrome Torsion) und die nach einander am **stärksten** wachsenden Regionen liegen auf einer homodromen Spirale um den Stengel. Im zweiten Falle behält eine solche Linie stets ihre relative Lage zur Stütze bei, die Wachstumsmaxima liegen **immer** auf derselben Seite des Stengels. Welchem Falle ist nun die **windende Pflanze** unterzuordnen? Unbedingt dem ersten, denn mit dem zweiten, der bei vielen Ranken (*Bryonia* etc.) vorkommt, ist das **spiralig** um den Stengel fortschreitende Wachsthum schlechterdings nicht zu vereinigen. Diese Art des Wachstums ist aber **Bedingung** der Circumnutation der Schlingpflanzen und kann durch am Stengel angebrachte Marken leicht nachgewiesen und veranschaulicht werden. Schwendener nimmt merkwürdigerweise den zweiten Fall für den windenden Stengel in Anspruch.

Schon oben brachte ich zum Ausdruck, dass an der ursprüng-

lichen Bildung der Windungen die Torsionen keinen Antheil nehmen; als einzige, aber nebensächliche Wirkung derselben auf den Windungsmechanismus fasse ich die auf, dass sie einen verzögernden oder beschleunigenden Einfluss auf die Geschwindigkeit des Windens ausüben, je nachdem die Torsionen der Windungsrichtung entgegengesetzt oder gleichsinnig verlaufen. In derselben Weise kommt auf das durch das Gewicht der freistehenden Sprossspitze auf die sie tragenden Internodien ausgeübte Torsionsmoment zur Geltung. Die von Schwendener ausgeführten Versuche, nachzuweisen, dass das Drehungsmoment des freien Sprossgipfels nicht zu den wesentlichen Bedingungen des Windens gehöre, habe ich mehrfach wiederholt und befinde mich in Bezug auf das Resultat in vollständiger Uebereinstimmung mit ihm.

### Freie Windungen.

Schlingende Sprosse können auch ohne Stütze ähnliche schraubenförmige Krümmungen machen, wie wenn sie eine Stütze umwinden. Dies geschieht jedoch nur, wenn man das Stengelende der Schlingpflanze in vertikale Richtung bringt und darin zu erhalten sucht; dann kann man eine grössere Anzahl von Spiralwindungen entstehen sehen (die Figuren 7 und 8 der Tafel stellen solche freie Windungen dar, 7 von *Ipomaea coccinea* und 8 von *Calystegia dahurica*), man wird aber auch bemerken, dass die betreffende Pflanze in kurzer Zeit ihr normales Wachsthum einstellt, dass ihre Blätter klein bleiben, dass sie, kurz gesagt, nur noch kümmerlich ihr Dasein fristet. Deshalb, weil der Zustand der Pflanze hier anomal ist und weil eine sich selbst überlassene, kräftig wachsende, flott nutirende Pflanze solche freie Windungen nicht bildet, halte ich letztere für etwas vollständig Verschiedenes von den um eine Stütze erzeugten Windungen. Dasselbe gilt für die von abgeschnittenen und in feuchter Sand gesteckten Sprossgipfeln gebildeten Windungen. Alle diese Erscheinungen sind rein pathologische, die mit dem Winden gesunder Sprosse um eine Stütze in keiner Beziehung stehen. Aufschlüsse über den Vorgang des Windens sind meines Erachtens von solchen Versuchen nicht zu erwarten. — Wächst der Gipfel einer gesunden Schling

pflanze über die Stütze hinaus, so neigt sich derselbe in Folge seines Gewichtes bald über bis in die Horizontale und darüber hinaus. Dieser überhängende Stengeltheil (der oft mehrere Fuss lang werden kann, z. B. bei *Humulus Lupulus* und *Phaseolus multiflorus*), wird durch die Nutationsbewegung in horizontaler Ebene im Kreise herumgeführt, zugleich aber wird der ganze Sprossgipfel durch die Torsion des weiter zurückliegenden Stengeltheiles in passive Drehung um sich selbst versetzt, er macht eine sogenannte Klinostatenbewegung. Letztere vernichtet die Wirkungen des negativen Geotropismus, ohne welchen, wie früher erörtert wurde, die Bildung von Windungen unmöglich wird. Würden in der Natur frei wachsende Sprosse leicht derartige korkzieherförmige Windungen bilden, so wären sie für immer verhindert, eine Stütze zu erfassen, die Schlingpflanze müsste aufhören, Schlingpflanze zu sein. Die Entstehung aller Spiralwindungen ohne Stütze denke ich mir genau in der Weise, wie Sachs in seinen „Vorlesungen“ (pag. 823) für schwächlich wachsende Sprosse an giebt. Es ist, wie mir scheint, kein Grund vorhanden, die an abgeschnittenen Stengeln im Glascylinder oder die beim Wachsen der Pflanze über die Stütze hinaus gebildeten Windungen zu unterscheiden von denen, die an ganz frei in vertikaler Richtung gehaltenen schwächlichen Sprossen immer zu beobachten sind. In allen diesen Fällen hören die regelmässigen Nutationsbewegungen auf, die Schwerkraft verliert, weil das Wachstum der betreffenden Pflanzentheile dem Erlöschen nahe ist, ihre Wirksamkeit, und was entsteht, ist einzig und allein hervorgebracht durch lokale Wachstumsdifferenzen und damit zusammenhängende Longitudinalspannungen im Stengel. Wie ich in der Einleitung schon bemerkte, ist dies auch die Meinung Schwendeners, dem ich vollständig darin beistimme, die „freien Windungen“ der Schlingpflanzen analog den freien Spiralwindungen der Ranken, der Stiele der weiblichen Blüthen von *Vallisneria spiralis*, der Fruchtschnäbel von *Erodium* etc. zu setzen.

---



## Figuren - Erklärung.

## Tafel XVI.

- Fig. 1. *Calystegia dahurica*. Stengel st um einen lose herabhängenden Seidenfaden s gewunden. nat. Gr.
- Fig. 2. *Calystegia dahurica*. Stengel während des regelrechten Windens um einen feinen Eisendraht dd. nat. Gr.
- Fig. 3. Dieselbe Pflanze, um ein Glasrohr von 15 mm Dicke windend. nat. Gr.
- Fig. 4. Dieselbe Pflanze, windend um eine Stütze von 00 mm Durchmesser. nat. Gr.
- Fig. 5. *Humulus Lupulus*. Gipfel eines Sprosses, der mehr als zwölf regelmässige Windungen um einen Eisendraht gemacht hatte. nat. Gr.
- Fig. 6. *Convolvulus arvensis*. Stengel, welcher ein Grasblatt b umwunden hat; etwas vergrössert.
- Fig. 7. *Ipomaea coccinea*. Freie Windung. st Stengel. s Drahtschlinge, um die Pflanzen vertikal zu erhalten. nat. Gr.
- Fig. 8. *Calystegia dahurica*. Freie Windung. schwach verkleinert.
- Fig. 9. (a) Darstellung der scheinbaren Torsion.  
 (b) " " homodromen "  
 (c) " " antidromen "

**Die Gruppe der Hymenolichenen.**  
Ein Beitrag zur Kenntniss basidiosporer Flechten.

Von

**Friedrich Johow.**

Hierzu Tafel XVII—XXI.

Obwohl die Lehre vom Flechtenthallus als eines Consortiums von Pilzen und Algen durch die grundlegenden Arbeiten Schwenden er's längst aus dem Stadium der Hypothese herausgetreten und durch die entwicklungsgeschichtlichen und experimentellen Nachweise von Stahl u. A. zur feststehenden Thatsache geworden ist, an der nur noch eine blinde und durch Vorurtheile irre geleitete Opposition zuweilen zu rütteln versucht, so ist doch die scheinbare Beschränkung der Flechtensymbiose auf eine einzige Pilzgruppe bis in die jüngste Zeit noch eine räthselhafte und befremdende Erscheinung gewesen. Gegenüber dem ungemein häufigen, durch etwa 6000 beschriebene Flechtenspecies vertretenen Fall, dass ein Ascomycet mit einer grünen oder blaugrünen Alge zur Bildung eines Consortiums zusammentritt, ist ein ähnliches Verhältniss zwischen Algen und anderen als ascosporen Pilzen bis vor Kurzem gänzlich unbekannt geblieben. Erst vor zwei Jahren haben wir zum ersten Male durch Mattirollo<sup>1)</sup> von dem Vorkommen einer Symbiose zwischen Algen und basidiosporen Pilzen gehört, und zwar hat sich dabei eine längst gekannte, aber in ihrer Organisation unerforschte Gattung tropischer

---

1) Oreste Mattirollo, Contribuzioni allo studio del genere *Cora* Fries. *Nuovo giornale botan. italiano*. Vol. XIII, No. 4, 1881. p. 245—267, 2 tav.

Flechten, das genus *Cora* Fries, zu nicht geringer Ueberraschung der Lichenologen als eine Gruppe von Hutzpilzflechten entpuppt. Die anatomische Untersuchung einiger aus europäischen Herbarien entnommenen Exemplare von *Cora pavonia*, *glabrata* und *ligulata* ergab für den vegetativen Körper dieser Pflanzen eine in den wesentlichsten Punkten vollkommene Uebereinstimmung mit dem Thallus der gewöhnlichen Laubflechten, während die Beschaffenheit der Fortpflanzungsorgane den Pilz als einen Hymenomyceten aus der Familie der Telephoreen erkennen liess.

Leider war das Material, welches Mattirollo zur Verfügung stand, wegen seiner Spärlichkeit und seines schlechten Erhaltungszustandes für eine vollständige und erschöpfende Untersuchung nicht verwertbar, und die Aufklärung mancher wichtigen Punkte musste späteren Forschungen überlassen bleiben. Es dürfte deshalb ein rückhaltlose und allseitige Zustimmung zu den Ergebnissen Mattirollo's auf Seiten der Lichenologen noch nicht erzielt sein, und besonders dürfte der Mangel einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung frischen Materials gegenwärtig noch zu manchen Bedenken Anlass geben.

Diese Lücken auszufüllen und die interessante Frage endgültig aufzuklären, wurden die nachfolgend zu schildernden Untersuchungen unternommen. Die Beschaffung und Bearbeitung frischen Materials liessen sich natürlich nur mittelst eines Aufenthalts im Vaterlande der Pflanzen ausführen und bildeten daher neben anderen Zwecken die Aufgabe einer Reise nach West-Indien und Venezuela, die der Verfasser unter der hochgeneigten Unterstützung der Königl. Akademie der Wissenschaften in der ersten Hälfte dieses Jahres ausgeführt hat.

Es sei nun gestattet, die Ergebnisse der Untersuchung in der Weise darzustellen, dass zunächst nur die thatsächlichen Beobachtungen berichtet und an den bezüglichen Stellen die Abweichungen von Mattirollo's Befunden angegeben, sodann in einem kurzen Ueberblick die behandelten Formen vergleichend und nach ihren Beziehungen zu den echten Flechten sowie den Basidiomyceten betrachtet und endlich in einem dritten Abschnitt die Fragen der Systematik und Nomenclatur erledigt werden.

## I. Darlegung der Befunde.

### A. Die Gattung *Cora* Fries.

In Anbetracht der Seltenheit der hierher gehörigen Formen in den Herbarien sowie des besonderen Interesses, welches sich an die geographische Vertheilung so eigenartiger Gewächse knüpfen muss, dürfte zunächst eine kurze Erläuterung ihrer natürlichen Standortverhältnisse, soweit sie Verfasser in West-Indien beobachten konnte, nicht unangebracht erscheinen.

Die zahlreichen untersuchten Exemplare von *Cora*, welche sämmtlich der *Cora pavonia* Fr. angehören, wurden im April und Mai (gegen das Ende der trockenen Jahreszeit) auf der Insel Dominica und einen Monat später (während der Regenzeit) auf Trinidad gesammelt. Sie fanden sich ausschliesslich an bergigen, 1000 Fuss und höher über dem Meeresspiegel gelegenen Oertlichkeiten und schienen in den tiefer gelegenen Thälern sowie den Wäldern der Ebene gänzlich zu fehlen. Ein Haupterforderniss für das Gedeihen der Flechte ist demnach ein kühles und dabei andauernd feuchtes Klima, wie es für die höher gelegenen Theile jener Inseln auch in der trockneren Zeit des Jahres Regel ist. Als eine fernere Lebensbedingung kommt hierzu eine hohe Beleuchtungsintensität des Standorts, die aber nicht bis zur directen Insolation gesteigert sein darf. Im dunklen Urwald ist die Pflanze ebenso wenig wie an sonnigen Orten anzutreffen, sie bedarf eines hellen, diffusen Lichtes, wenn sie hinreichend assimiliren und andererseits nicht der Austrocknung durch strahlende Wärme erliegen soll. Sehr instructiv war in dieser Beziehung das Vorkommen der Flechte in den Bergen von Dominica, wo der ausgiebigste Fundort eine grosse, rings von Urwald umgebene Lichtung in etwa 2000 Fuss Höhe über dem Meere war. Dasselbst wuchs die Pflanze in reichlichen und üppigen Exemplaren an niedrigem Gesträuch und einzeln stehenden Bäumen, während sie in dem unmittelbar benachbarten Urwalde nirgends zu entdecken war. Da nun aber jene Lichtung nachweislich eines ziemlich recenten Ursprungs ist (sie ist seit Ende des vorigen Jahrhunderts durch Ausroden von Wald seitens der Mulattenfamilie Laudat, von der die dortige Ansiedelung ihren Namen führt, gebildet worden), so entsteht die



Frage, woher — wenn nicht aus dem umgebenden Walde — die Pflanze auf die Lichtung eingewandert sein sollte, beziehungsweise — da die ganze Insel mit Ausnahme der Küste von Wald bedeckt ist, also eine andere Herkunft ausgeschlossen ist — warum es in diesem Walde nicht gelingt, der Pflanze habhaft zu werden. Eine Antwort auf diese Frage giebt uns das topographische Verhalten der epiphytischen Gewächse überhaupt. Auch die phanerogamischen Epiphyten sind nämlich in Laudat weit zahlreicher als in den schattigen Regionen des umgebenden Waldes vertreten, sie finden sich aber auch in letzterem reichlich in der lichtereren Höhe der Baumkronen, wo sie durch herabfallende Blüthen und Früchte ihr Dasein verrathen.<sup>1)</sup> Und so ist es, wie wir nicht zweifeln können, auch mit unserer Flechte: In den vom Lichte getroffenen Baumkronen der feuchten Bergwälder ihren ursprünglichen Standort habend und daselbst in unerreichbarer Höhe auf den Oberseiten der Aeste wachsend, steigt sie nur gleichzeitig mit dem Licht, dessen sie zu ihrem Leben bedarf, tiefer zur Erde herab, wo man sie dann in rings von Wald umgebenen Lichtungen auffindet.

Diese einseitige, mit dem anatomischen Bau zusammenhängende Anpassung der Pflanze an gleichzeitig kühle, feuchte und helle Standorte erschwerte es dem Verfasser ausserordentlich, gesammeltes Material in der Ebene längere Zeit am Leben zu erhalten. In dem heißen Küstenort Roseau, woselbst die Untersuchungen vorgenommen werden mussten, gingen trotz sorgfältiger Cultur die Exemplare gewöhnlich schon nach einigen Tagen zu Grunde.

An den Fundorten von der geschilderten Beschaffenheit wächst die Flechte epiphytisch an Sträuchern (Melastomateen, Rubiaceen etc.) oder isolirt stehenden Bäumen, an denen sie nach der Weise eines Polyporus oder einer Telephora befestigt ist. (Siehe die Habitus-Abbildung Taf. XVII, Fig. 1.) Ein häutiger Thallus von rundlichem Umriss sitzt entweder mit einer horizontalen Kante einer Baumrinde an oder umfasst kreis- oder nierenförmig einen dünnen Zweig; in seltenen Fällen und zwar besonders bei jugendlichen Exemplaren, welche an

1) Vergl. A. F. W. Schimper: Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten West-Indiens. Bot. Centralblatt 1884, Sep.-Abdr. p. 46.

an Moosstengeln, dünnen Luftwurzeln von Epiphyten oder dergl. ist der Thallus in der Mitte befestigt und schliesst rings Ansatzstelle als ein flacher Trichter zusammen. Die natürliche Form des Thallus ist bei verticalen Substraten eine solche, dass dem freien Rande schräg nach unten sieht und auf diese eine dem Licht zugewandte Oberseite und eine dem Substrat zugekehrte Unterseite zu Stande kommt.

Der äussere Umriss der Scheiben ist im Allgemeinen kreisförmig, doch erscheint der Rand fast immer durch tiefere und tiefer Einschnitte mannigfach gelappt. Bei älteren Thallien schieben sich die einzelnen Lappen durch fortgesetztes Wachsthum oft übereinander und gehen dadurch sowie durch weitere Theilung zu der Entstehung ganzer Familien Veranlassung, welche die Areale des Substrats, bis zu einem Quadratfuss und mehr, bedecken, und deren Individuen wegen unvollständiger gegenseitiger Verwachsung noch an zahlreichen Stellen zusammenhängen. Dabei ist es häufig wahr, dass die Grösse übereinandersitzender Thallien von unten nach oben successive abnimmt, eine Erscheinung, die in der Habitus-Abbildung bei Mattirollo<sup>1)</sup> richtig wiedergegeben ist.

Die für den Habitus der Flechte sehr charakteristische Eigenschaft, die sie mit der namensverwandten Alge *Padina pavonia* besteht in der concentrischen Zonenzeichnung, welche auf beiden Seiten des Thallus hervortritt. Dieselbe rührt nicht, wie Mattirollo will, von erhabenen Wülsten her, die aus der Ebene des Thallus sich erheben, sondern beruht auf der wellenförmig gebogenen Gestalt der Thallusscheiben. Der äusserste Rand des Thallus ist stets etwas nach oben eingerollt, nicht wie Mattirollo abweichend hiervon angiebt, nach unten geschlagen. Auf der Oberseite finden sich endlich noch radiale Einschnitte, welche von den Einschnitten der Thalluslappen aus eine Strecke weit nach innen gehen und in einiger Entfernung vom Rande nach oben gerichtete Spitze ausgezogen sind, sich übrigens in der Tiefe der Einschnitte, von denen sie ausgehen, verhältnissmässig weit nach innen erstrecken. Man kann sich die Entstehung

<sup>1)</sup> l. c. tav. VII, fig. 1.

dieser Aufwärtsbuchtungen wie überhaupt den Wachstumsmodus aus der Flechte vielleicht auf folgende Art veranschaulichen.

An dem in radialer Richtung sich vergrößernden Thallus, dessen Wachstumscentrum wir uns im Mittelpunkte der kreisförmigen Scheibe zu denken haben, treten anstatt des ursprünglichen einen Wachstumscentrums deren zwei oder mehrere in grösserer Nähe des Randes auf. Es wird jetzt das radiale Wachstum in der Weise weiter fortschreiten müssen, dass der Rand die Form mehrerer sich schneidender Kreisbögen annimmt, d. h. dass der ursprünglich einheitliche Thallus sich in mehrere Lappen spaltet. Es erhellt nur aus einer einfachen geometrischen Construction, dass die einzelnen Lappen, wenn sich jeder derselben nach seinem neuen Wachstumscentrum in allen Durchmessern gleichmässig vergrössert, seitlich an einander treffen und von den Kerben aus allmählich mit einander verwachsen müssen und dass sie ferner, da sie einen seitlichen Druck auf einander ausüben, sich wulstförmig an einander aufrichten werden, an dem Punkte der grössten Spannung eine Spitze nach oben ausziehend. Diese Spannungen werden im weiteren Verlauf an vielen Stellen durch Zerreißen der Wülste ausgeglichen, die Segmente schieben sich seitlich übereinander, und durch Wiederholung dieses Vorgangs kommt dann eine der oben geschilderten krausen Thallusgruppen zu Stande.

Das Wachstum des Thallus ist einerseits ein marginales, ausserdem findet aber auch ein sehr ausgiebiges intercalares Wachstum statt. Es beweist dies das häufig genug zu beobachtende Vorkommnis, dass ein Thalluslappen, welcher mit einem unter ihm befindlichen in Folge andauernden Contactes in einer Linie nahe dem Rande verwachsen ist, sich bauchig nach aussen wölbt, offenbar eine Folge nachträglich stattgehabten Wachstums der älteren Theile. Auf ein ungleichmässiges, intercalares Wachstum von Ober- und Unterseite ist ferner die wellenförmig gebogene Gestalt der Scheibe und somit die Zonenbildung zurückzuführen. Mit den concentrischen Ringen der Fruchtkörper von Polyporus, Telephora und anderen Hutpilzen sind die Zonen von Cora, wie auch die anatomische Struktur zeigt, nicht ohne Weiteres vergleichbar.

Zur Vervollständigung des äusseren Bildes der Thallusscheibe bedarf es endlich noch einer Schilderung der Oberflächenbeschaffenheit,

sowie dieselbe mit blossen Auge wahrnehmbar ist. Ober- und Unterseite des sterilen Thallus erscheinen glatt. Die Farbe wechselt, wie schon O. Swartz (einer der ältesten Autoren, die der Pflanze Erwähnung thun) richtig angiebt, je nachdem der Thallus benetzt oder trocken ist. Im erstgenannten Zustande erscheint die Oberseite glänzend blaugrün, die Unterseite weisslichgrün, im letzteren Fall bewirkt die zwischen die Hyphen eindringende Luft eine gleichmässige Weissfärbung, die nur oben in einer schmalen Zone des Randes (da wo die Gonidien unmittelbar zu Tage liegen) nicht eintritt. Bei trockener Atmosphäre geschieht das Eindringen der Luft binnen wenigen Minuten, umgekehrt erfolgt die Grünfärbung momentan bei Befeuchtung mit einem einzigen Tropfen Wasser. Im stark ausgedörrten Zustande nimmt die Benetzbarkeit der Hyphen stark ab und die Gonidien büssen ihre frische Farbe ein. Es nimmt daher Herbarmaterial beim Befeuchten niemals wieder die natürliche Farbe an.<sup>1)</sup>

Im Zustande der Fructification bietet nur die Unterseite des Thallus ein von dem sterilen Zustande abweichendes Bild dar. (Vergl. Fig. 2) Die Fructificationsorgane sind nämlich ausschliesslich auf diese Seite beschränkt. Sie bedecken den grössten Theil derselben als theils continuirliche, theils in einzelne Areolen verschiedener Ausdehnung getheilte, häutige Lamellen von weisslicher Farbe. In der Mehrzahl der Fälle ist die Randparthie des Thallus von Hymenien entblösst oder nur spärlich mit kleinen Areolen bestanden. Dagegen stehen auf den hinteren Theilen die Hymenien dichter und zusammenhängender und oft zu concentrischen Reihen von Papillen oder Areolen angeordnet. Im befeuchteten Zustande schliessen diese Partialhymenien auf grössere Strecken hin zu einheitlichen, nur stellenweise durch schmale Risse und Furchen unterbrochenen Häuten von weicher Consistenz zusammen; bei der Austrocknung trennen sie sich wieder von einander, wobei sich ihr freier Rand etwas nach oben einrollt. Diese letztere Erscheinung (welche zur Speciesdiagnose von *Cora pavonia* bisher benutzt worden ist — „papillae

---

1) Daher auch die einzige farbige Abbildung, welche von *Cora* existirt Krombholz, Schwämme, Taf. V, Fig. 16) in der Farbe verfehlt ist.



marginatae“) ist also für den normalen Zustand der lebenden Pflanze nicht zutreffend.

Die Vermuthung Mattirollo's, dass das Hymenium im jungen **a-** lichen Zustande gleichmässig über die ganze Fläche ausgebreitet **sei**, habe ich nicht bestätigt gefunden. Im Gegentheil beginnt **die** Fructification an einzelnen getrennten Punkten, indem zuerst kleine **Knötchen** oder Papillen sichtbar werden, die immer zahlreicher **und** dichter auftreten und zu immer grösseren Hymenium-Portionen **ver-** schmelzen.

Dem grünen, lamellös entwickelten Thallus von Cora, **des-** sen specielle äussere Gestaltung wir in Obigem kennen gelernt haben, **steht** als ein zweiter wesentlicher Bestandtheil der Pflanze ein der grünen Färbung entbehrendes, weil ausschliesslich myceliales Gebilde, **ge-** genüber: der Haftkörper der Flechte. Wie andere Laubflechten **nämlich** **sich** besitzt auch Cora besondere Haftorgane, welche das Laub **an** **der** Ansatzstelle mit dem Substrat befestigen. Sind aber diese zur **Be-** festigung dienenden Myceltheile bei anderen Flechten auf eine **An-** zahl von Rhizinen oder Hyphenbündeln beschränkt, die in das Substrat **ein-** dringend und daselbst verborgen niemals irgend wie beträchtliche oder in die Augen fallende Glieder des Flechtenkörpers darstellen, **so** sehen wir die entsprechenden Theile von Cora oft zu einem **sehr** Volumen entwickelt, welches die Function derselben als blosser **Haft-** apparate in Frage stellt.

Nicht selten freilich hat es auch bei Cora mit der Bildung einer **An-** zahl von unbedeutenden Hyphenbündeln sein Bewenden, welche von der Insertionskante des Thallus aus die als Substrat dienende Baumrinde locker und oberflächlich eine Strecke weit überziehen oder in vorhandene Spalten der Rinde eindringen. Es trifft dieses Verhalten aber nur für solche Exemplare zu, deren Substrate **relativ** uneben und rissig und daher zum Festhalten von Feuchtigkeit **sehr** besonders geeignet sind. An relativ glatten und daher trockneren Rinden bilden sich dagegen die Rhizinenbündel viel üppiger **und** reichlicher aus; ja sie treten hier zu einem voluminösen Körper **von** badeschwammartiger Beschaffenheit zusammen, welcher das Substrat **in** einer mächtigen Lage bedeckend den grünen Thallusscheib **an-** gleichsam als Unterlage dient. Mit den letzteren ist jener Körper

nerseits an den Insertionskanten, andererseits an zerstreuten Stellen der Unterseite verwachsen, besonders an den oben geschilderten radialen Wülsten, von denen aus Reihen von Hyphenbündeln nach unten wachsend mit dem Haftkörper verschmelzen. Der Haftkörper hat gewöhnlich die Gestalt eines keilförmigen, oft mehrere Centimeter hohen Kissens, welches dem schräg nach unten stehenden Subthallus so untergeschoben ist, dass es den Raum zwischen diesem und dem senkrechten Substrat bis zu gewisser Entfernung von der Insertionskante ausfüllt. (Siehe Fig. 2, in welcher der obere Lappen zurückgebogen dargestellt ist, so dass man das spongiöse Polster von der freien Fläche sieht.) Innerhalb einer Thallusmilie hängen die Haftkörper sämtlicher Individuen durch die spongiöse Schicht, welche das Substrat überzieht, innig mit einander zusammen; es lässt sich daher eine solche Gruppe auf das leichteste durch Ablösung jener Haut als Ganzes von dem Substrat abtrennen.

Das ganze in Rede stehende Gebilde hat, falls es nicht mit allerhand fremden Organismen (Algen etc.) bekleidet ist, die sich oft reichlich darauf ansiedeln, eine weissliche oder graue Farbe und zeigt schon bei Betrachtung mit blossen Auge eine lacunöse, badeschwammartige Beschaffenheit. Dieselbe giebt sich ferner bei Berieselung mit Wasser in auffälligster Weise dadurch kund, dass grosse Mengen von Flüssigkeit auf das begierigste eingesogen und bei dem geringsten Druck wie von einem Badeschwamm wieder abgegeben werden. Es weist diese Eigenschaft des Gebildes sowie seine besonders üppige Entwicklung bei Exemplaren relativ trockener Standorte mit Deutlichkeit darauf hin, dass es die Bedeutung eines wasser-speichernden Organes hat. Eines solchen Organes ist die Pflanze auch mit Rücksicht auf den lockeren Bau des Thallus und den gänzlichen Mangel einer festen, die Austrocknung erschwerenden Rinde (siehe unten) besonders bedürftig.

Dass das in dem Schwammpolster aufgespeicherte Wasser dem grünen Thallus in der That zu Gute kommt, kann man leicht durch einen einfachen Versuch feststellen: Zwei gleich grosse Exemplare von *Cora* werden von dem Substrat abgelöst und, nachdem das eine derselben seines Schwammkörpers beraubt worden ist, durch Eintauchen in Wasser ganz mit Flüssigkeit getränkt und dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt. Man bemerkt, dass die ihres spongiösen

Apparates beraubte Pflanze binnen kürzester Zeit austrocknet (wo für die eintretende Weissfärbung ein deutliches Symptom ist), währe und das andere Exemplar eine acht- bis zehnmal so lange Frist ohne Verlust seiner glänzend-grünen Farbe und seiner weichen, saftigen Consistenz die Besonnung aushält.

Wir haben somit bei Cora ein Gebilde kennen gelernt, welches neben seiner Bedeutung als Haftorgan, die es mit den Rhizomen anderer Flechten gemein hat, noch die Function eines Wasserreservoirs erfüllt, eines Organes also, wie es in der Abtheilung der Lichenen bisher einzig dasteht.

Wenden wir uns nun zur anatomischen Struktur der Pflanze und betrachten zunächst den Bau einer sterilen Thallusscheibe. Mattiolo unterscheidet an dem „vegetativen (gonidialen)“ Theil des Thallus drei Schichten, ein stratum superius, die Hyphenschicht der Oberseite, ein stratum gonidiale, die die Gonidien enthaltende Schicht, und ein stratum „intermedium“, welches ihm nur als Uebergangsschicht zu dem „reproductiven“ Theil erschien. Da ihm nämlich nur solche Thallusscheiben vorlagen, die mit Hymenien ganz bedeckt waren, musste er zu der Ansicht geführt werden (die er zwar nicht ausdrücklich aussprach), der ganze Thallus von Cora habe als ein ähnliches Gebilde wie der Fruchtkörper eines Hutpilzes überhaupt keine sterilen Zustände. Das Letztere trifft indessen keineswegs zu, vielmehr schliesst das stratum „intermedium“, welches besser stratum inferius hiesse, den sterilen Thallus als Oberflächenschicht auf der Unterseite ab.

Den anatomischen Bau der drei Schichten des Thallus zeigt der in Fig. 6, Taf. XVIII, dargestellte Querschnitt einer mittelgrossen Scheibe. Eine gewebeartige Verbindung der Elemente gewahren wir nur in der Gonidialschicht (b), die obere (a) und die untere (c) oberflächliche Schicht sind aus locker verflochtenen Hyphen, welche ansehnliche Lufträume zwischen sich lassen, zusammengesetzt.

Von den beiden letzteren Schichten überwiegt an Mächtigkeit die der Oberseite ein wenig, dagegen wird sie von der unteren in der Dichtigkeit der Hyphenverflechtung erheblich übertroffen. Doch schliessen an keiner von beiden Seiten die Hyphen wie bei den echten Laubflechten zu einer pseudoparenchymatischen, festen Rinde

**zusammen.** Verzweigungen von Hyphen finden sich in beiden Schichten, wenn auch in der unteren etwas reichlicher als oben. Die obere Schicht zeichnet sich ferner durch den vergleichsweise regelmässigen Verlauf der Hyphen aus; dieselben laufen annähernd mit einander parallel und senkrecht zur Oberfläche, grosse longitudinale Lufträume zwischen sich lassend; nur an der äussersten Oberfläche legen sie sich mehr in die Richtung der Fläche und bilden, sich reichlicher verzweigend, eine etwas dichtere, das lacunöse Innere des Thallus einigermaassen abschliessende Decke. Die Verzweigungen der Hyphen setzen in ziemlich stumpfem Winkel an den Mutterast an. Verschmelzungen und Fusionen auf einander treffender Aeste sind häufige Erscheinungen. An der Oberfläche des stratum inferius gewahren wir ferner eine sehr auffallende Ausbildung der dort zu Tage tretenden Hyphenäste, die wir an der Oberseite gänzlich vermissen. Jene Aeste sind nämlich mit sonderbaren, knorrigen Auszweigungen und kleinen, stäbchen- oder knopfförmigen Endigungen versehen von der Art, wie sie in Fig. 7 stärker vergrössert dargestellt sind.

Die Gonidienzone (b) ist die dichteste Schicht des Thallus und die einzige, in welcher die Hyphen sich zu einer Art Pseudoparenchym vereinigen. (Bei Mattirollo, Fig. 2, ist die Schicht zu locker und mit zu vielen Lufträumen dargestellt.) Nur an der Grenze gegen die beiden oberflächlichen Schichten ragen die Lufträume mehr oder minder tief zwischen die Elemente der Gonidien-schicht hinein, und man sieht hier deutlich, dass die Hyphen jener Schichten von den netzförmigen Gespinnsten, die die Gonidiengruppen umgeben, mit erbreiterten Basen entspringen. Die sehr eleganten Gonidien sind lebhaft blaugefärbte Chroococcus-Zellen von verschiedener Grösse und sehr wechselnder Gestalt, welche sich durch Allwärtstheilung vermehren, sich durch gegenseitigen Druck polygonal abplatteln und in grösseren oder kleineren Gruppen an einander liegen bleiben, bis sie durch die dazwischen eindringenden Elemente des Pilzes zertheilt werden. Die Umspinnung durch die Pilzhypen ist eine ausserordentlich innige; die Gonidiengruppen werden von einem dicht zusammenschliessenden und unregelmässig verflochtenen Netzwerk von Hyphengewebe umstrickt. (Siehe Taf. XIX, Fig. 14, woselbst die Gonidienzellen fortgelassen sind, um die Pilzumstrickung deutlich hervortreten zu lassen.) Eine leichte



Gallerthülle um die Algenzellen, wie sie Bornet und Mattiolo angeben, konnte ich weder an lebendem noch an Alkohol-Material constatiren, der Contact zwischen Pilz und Alge war vielmehr in allen beobachteten Fällen so vollständig wie möglich.

Das Bild, welches der in Fig. 6 dargestellte tangentialer Querschnitt darbietet, bleibt dasselbe, wenn wir den Thallus in radialer Richtung durchschneiden. Auch zeigt die Flächenansicht (die man besonders bei jungen und dünnen Thallis auf einfache Weise durch Unterlegen der ganzen Pflanze unter das Mikroskop erhalten kann) keinerlei Verschiedenheit der Struktur in den beiden Richtungen. Ein radialer Verlauf oder eine centrische Anordnung der Elemente ist also (wenigstens in einiger Entfernung vom Rande) am Thallus von *Cora* nicht vorhanden.

Die Stellen, welche durch die Zonen bezeichnet sind, sind anatomisch in keiner Weise ausgezeichnet. Die Erscheinung verdankt lediglich einer örtlichen Ungleichmässigkeit des intercalaren Wachstums von Ober- und Unterseite und den dadurch hervorgerufenen wellenförmigen Biegungen ihren Ursprung.

Was den anatomischen Bau des eingerollten Randes betrifft, so zeigt uns Fig. 9, Taf. XVIII, einen radialen Querschnitt durch die Randparthie einer mittelgrossen Thallusscheibe. Es fällt uns hierbei sofort das Fehlen der oberen Hyphenschicht an den peripherischen Theil der Augen. Während nämlich die untere Hyphenschicht nebst der Gonidialschicht bis an die äusserste Grenze des Randes reicht, beginnt die entsprechende Schicht der Oberseite erst eine kurze Strecke vor der Einrollung und erhebt sich von dort nach den älteren Theilen zu in allmählich zunehmender Dicke. Von der Fläche gesehen, erscheinen die Hyphen hier in etwas regelmässiger Anordnung, indem hier abweichend von älteren Zuständen eine ungefähr radiale, aber keineswegs sehr parallele Richtung die Regel ist. An der von Hyphen entblösten Oberseite des Randes liegen die Gonidien in einer schmalen, mit blossen Auge deutlich erkennbaren Zone (s. oben) frei zu Tage. Ich möchte die Vermuthung aussprechen, dass an dieser Stelle ein Freiwerden von Gonidien erfolgt und dass solche abgelösten Gonidien mit ihrer Umstrickung von Pilzzellen als Beutknospen analog den Soredien der echten Flechten fungiren. Man sieht, dass Gonidiengruppen sind hier nämlich so locker im Thallus inserirt,

**dass sie sich mittelst eines weichen Haarpinsels auf das leichteste ablösen lassen, und es ist kaum zu bezweifeln, dass auch in der Natur (sei es spontan oder durch Regentropfen u. dergl.) eine solche Ablösung erfolgt. Leider waren die angestellten Versuche, solche „Soredien“ zu cultiviren und ihre Entwicklung zu studiren, nicht von Erfolg gekrönt, vermuthlich, weil den einseitigen Lebensbedingungen der Pflanze bei den Versuchen nicht entsprochen werden konnte. Was die Dimensionen der Thalluselemente anbetrifft, so beträgt die Dicke der Hyphen durchschnittlich  $4\ \mu$ , der Durchmesser der Gonidien überschreitet kaum  $10\ \mu$  und ist meist geringer; der Durchmesser der Gonidiengruppen schwankt zwischen 20 und  $30\ \mu$ .**

Um auch auf die Entwicklungsgeschichte des Thallus in Kürze einzugehen, so seien hier einige Beobachtungen an successiven Stadien, welche in der Natur sich vorfanden, zum Ersatz für die synthetischen Versuche angeführt, deren Ausführung in Dominica aus mehreren Gründen unthunlich war. Die kleinsten und jüngsten Thalli, welche ich auffinden konnte, wuchsen gewöhnlich in grösseren Gruppen (aber von einander isolirt) auf Borkenstücken, epiphytischen Moosen u. dergl. Der kleinste gefundene Thallus hatte etwa  $\frac{1}{2}$  mm im Durchmesser und besass noch nicht die für spätere Zustände charakteristische Einrollung des Randes. Er sass aber bereits einseitig am Substrat fest und hatte dort eine Anzahl Rhizinen gebildet, die unregelmässig durch einander laufend und schon häufig mit einander Fusionen bildend sich locker einer kleinen Epiphytenwurzel anschmiegen. Die Gestalt des Thallus war die einer kleinen, rundlichen Scheibe; am freien Rande war dieselbe durch vorspringende Gonidiengruppen unregelmässig eingebuchtet. Die Gonidien lagen bereits in grösseren Gruppen nach der Weise ihrer Entstehung zusammen, waren ganz dicht von Hyphengewebe umspinnen und oben und unten von einer Schicht unregelmässig durcheinander laufender Hyphen bedeckt. Ober- und Unterseite waren schon deutlich differenzirt; die Hyphenschicht der Unterseite war erheblich dichter gebaut als die der Oberseite und reichte bis zum äussersten Rande, während auf der Oberseite die Gonidien mit ihren Hyphenhüllen in einer peripherischen Zone frei zu Tage lagen.

Das nächste Stadium zeigte den freien Rand nach oben eingeroollt, was offenbar durch das stärkere Wachsthum der randständigen

Hyphen der Unterseite im Vergleich zur Gonidienschicht veranlasst wird. Die Grenzlinie der oberen Hyphen ist ziemlich scharf markiert, so dass eine durch ihre lebhaftere Grünfärbung deutlich abgesetzte Zone hinter der Einrollung sichtbar bleibt. Die Endigungen der oberen Hyphen sind im Allgemeinen radial gestellt, doch locker verbunden und ohne weitgehende Regelmässigkeit der Richtung.

Von diesem Stadium an treten bis zur Fructification keine wesentlichen Veränderungen mehr an dem Thallus auf, er nimmt in unveränderter Weise an Grösse zu, segmentirt sich später in der schon oben geschilderten Art in einzelne Lappen und bildet entsprechend den Verhältnissen seines Standorts den Haftkörper aus.

Ueber den Bau des spongiös entwickelten Haftkörpers ist wenig zu berichten. Eine grosse Anzahl von Hyphenbündeln laufen im Allgemeinen parallel mit einander und senkrecht zu der freien Basis des keilförmigen Kissens, welches sie bilden. Sie mannigfach spaltend und wieder vereinigend, bauen diese geschlängelten Hyphenbündel ein badeschwammartiges Gebilde mit grossen Hohlräumen auf, welches, wie wir sahen, zum Aufsaugen von Wasser in hervorragender Weise geeignet ist. Die Hyphen unterscheiden sich nicht wesentlich von denen des grünen Thallus; Verzweigungen sind im Haftkörper etwas spärlicher vorhanden als anderswo, doch sind sie, wie auch die H-förmigen Fusionen, häufig genug anzutreffen. (S. Fig. 15, Taf. XIX.) Mit dem Haftkörper vereinigen sich gewöhnlich zahlreiche Rhizinen, die von der Unterseite der radialen Wülste des Thallus entspringen und den Hyphen des Schwammkörpers gleichgestaltet sind.

Zu den geschilderten vegetativen Theilen des Thallus kommt im Zustande der Fructification das Hymenium mit der subhymenialen Schicht hinzu. Das Hymenium besteht nach Mattiolo aus zur Thallusfläche senkrecht gestellten, parallelen Hyphenenden, den Basidien, die ein einziges niedriges Sterigma mit einer einzigen Spore tragen. Die Sporen, welche Mattiolo reichlich in ausgereiftem Zustand auf dem Hymenium vorfand, waren braun, 3—4  $\mu$  dick und von einer höckerigen Exine wie die Sporen einiger *Telephora*-Arten umgeben. Zwischen den Basidien zerstreute, durch etwas verdickte Membran ausgezeichnete Hyphenenden schienen die Stelle der Paraphysen einzunehmen.

Den fertigen Zustand des fructificirenden Thallus zeigt der in unserer Fig. 8, Taf. XVIII, schematisch dargestellte Querschnitt. Auf der oberflächlichen Schicht der Unterseite, mit welcher der sterile Thallus abschloss, erhebt sich jetzt eine aus pyramidenförmigen Papillen aufgebaute Hyphenschicht. Die einzelnen Papillen, welche an einem guten Querschnitt schon bei Betrachtung mit blossem Auge sichtbar sind, gehen mit ihren Spitzen in die untere Rindenschicht über, während ihre Basen zu einer die freie Ebene des Hymeniums darstellenden Fläche zusammenschliessen.

Bei stärkerer Vergrösserung zeigt sich eine solche Papille aufgebaut aus einer Gruppe von Hyphen, welche sich nach der Richtung der freien Fläche hin büschelförmig verästeln und so eine Garbe auseinanderspreizender Fäden bilden. Die Auszweigungen der Fäden greifen mannigfach in einander und schliessen nach der Hymenialfläche zu immer enger zu einer ebenen, geschlossenen Schicht zusammen. Dabei richten sich die seitlich gelagerten Aeste der Papille in zum Thallus senkrechter Richtung auf, so dass sie mit den mittleren Hyphen in parallele Lage kommen. Die Art der Verzweigung ist aus Fig. 10 ersichtlich, welche eine einzelne, durch Zerren mit der Nadel isolirte Hyphe mit ihren zahlreichen Auszweigungen darstellt. Aus der Figur ist auch erkennbar, dass die Scheidewände nach dem Hymenium zu immer zahlreicher werden und schliesslich in ziemlich regelmässigen Abständen auf einander folgen. Die letzten Glieder der Zweige liegen alle annähernd in derselben Ebene und setzen so das Hymenium zusammen.

Die Entwicklungsgeschichte der Papillen zeigt einen Verlauf, wie er schon aus dem morphologischen Bau mit Wahrscheinlichkeit hervorgeht. An getrennten Punkten der sterilen Fläche des Thallus sieht man zahlreiche, kleine Gruppen von Hyphenästen aus der Rindenschicht hervortreten, sich allmählich stärker verästeln und schliesslich büschelförmige Endigungen bilden, die sich in senkrechter paralleler Lage neben einander anordnen. (Vergl. Fig. 8a, welche eine jugendliche Papille darstellt. In diesem Zustande sind die Papillen als knöpfchenartige Erhebung mit blossem Auge wahrnehmbar.) Haben die Papillen eine gewisse Höhe erreicht, wobei ihre seitliche Breite durch Einschiebung neuer Hyphenäste ebenfalls gewachsen ist, so stossen sie seitlich aneinander und ihre freien Flächen



nehmen durch gegenseitigen Druck eine polygonale Gestalt an. Ein vollständiges Verschmelzen der Ränder findet nicht statt, so dass die Contactlinien als eine äusserlich sichtbare Felderung des Hymeniums bestehen bleiben. In vielen Fällen sind die Papillen nicht zahlreich genug und nicht in hinreichend regelmässiger Vertheilung vorhanden, um eine allseitig geschlossene Schicht zu bilden, und es bleiben dann die oben geschilderten unregelmässigen Risse und Lücken zwischen den Hymeniumportionen zurück. Das Auseinanderklaffen der letzteren bei eintretender Austrocknung findet immer an den Grenzen von Papillen statt.

Es ist übrigens zu bemerken, dass in der Breite der Papillen und ihrer annähernd pyramidenförmigen Gestalt keineswegs eine grosse Regelmässigkeit erkennbar ist, und dass es auch Fälle giebt, wo die fructificirenden Hyphenbündel so dicht neben einander aus dem vegetativen Thallus hervortreten, dass ein beinahe zusammenhängendes, nicht papillös differenzirtes Hymenium zu Stande kommt.

Eine sehr auffallende, aber häufig genug zu beobachtende Abweichung in dem Bau des Hymeniums bedarf noch der Erwähnung. Es kommt nämlich vor, dass einige der keulenförmigen Endigungen der Basidienschicht sich unter erneutem Spitzenwachsthum aus der Ebene der übrigen erheben, sich von Neuem büschelförmig verästeln und seitlich ausbreiten und auf diese Weise über dem Niveau einer anscheinend fertigen Basidienschicht ein zweites Hymenium aufbauen, welches mit dem ersten in ähnlicher Weise wie dieses mit dem vegetativen Thallus verbunden ist. Doch wird in diesem zweiten Hymenium gewöhnlich eine Regelmässigkeit in der Anordnung und dem Zusammenhang der Theile vermisst. Derselbe Vorgang der Ueberwachsung kann sich, wie ich öfters beobachtet habe, noch zum zweiten Male wiederholen und auf diese Weise zur Bildung einer dritten Hymeniumschicht führen.

Von den das Hymenium zusammensetzenden Endgliedern der Hyphenzweige wird nur ein ausserordentlich geringer Theil zu sporentragenden Basidien, die überwiegende Mehrzahl bleibt steril und fungirt als Paraphysen. Ja, die Basidien waren an dem untersuchten Material so spärlich zwischen den Paraphysen zerstreut, dass es lange Zeit überhaupt nicht gelang, auch nur ein einziges, mit

Sterigmen versehenes Basidium aufzufinden. Freilich trug auch die Trockenheit des Klimas während der ersten Zeit der Untersuchung (im April und Mai) zur Verlangsamung der Wachsthumsvorgänge und damit vermuthlich auch zur Verminderung der Zahl gleichzeitig sporenbildender Basidien bei; nach Eintritt der Regenzeit im Juni war bei langem Suchen wenigstens eine geringe Anzahl von Basidien mit Sterigmen aufzufinden. Auch ist der Umstand in Betracht zu ziehen, dass das Hymenium von *Cora* eine sehr lange Wachsthum- und Lebensdauer hat, indem es an dem Thallus bis zu dessen Tode erhalten bleibt, und dass sich mithin die Sporenbildung der Basidien auf einen sehr langen Zeitraum vertheilt. Indessen weist doch die Thatsache, dass auch sterigmenführende Basidien, deren Sporen abgefallen waren, sich nur sehr selten auffinden liessen, auf die geringe Anzahl der überhaupt vorhandenen, fertilen Basidien hin. Gegen das Ende der nassen Jahreszeit ist vielleicht die Sporenanzahl eine etwas grössere.

Die aufgefundenen, mit Sterigmen versehenen Basidien unterschieden sich von den Paraphysen durchgreifend weder in Gestalt noch Grösse. Sie führten aber stets ein viel körnigeres Plasma als die sterilen Hyphenendigungen. Die Zahl der Sterigmen war durchgehends vier, ihre Gestalt und Entstehungsweise ebenfalls durchaus die der typischen Hymenomyceten. Es geht dies ohne Weiteres aus der in Fig. 11, a–g, dargestellten Entwicklungsreihe hervor, welche mit den Befunden an den meisten echten Hymenomyceten, speciell mit denen de Bary's an *Corticium amorphum*<sup>1)</sup>, bis ins Detail übereinstimmt. Eine genauere Beschreibung der Sporenentwicklung von *Cora* kann daher füglich unterbleiben. Basidien mit einem einzigen Sterigma und einer einzigen Spore, wie sie Mattiolo gefunden zu haben glaubte, habe ich niemals beobachten können, und ich bin geneigt, diese Angabe auf eine Verwechselung von Basidien mit eigenartig gestalteten Paraphysenendigungen zurückzuführen. Es kommen nämlich in der Basidienschicht nicht selten Endigungen vor, welche kurz unter dem Scheitel ringförmig eingeschnürt sind und so den Schein einsporiger Basidien hervorrufen können (siehe Fig. 13). Die grosse Seltenheit der fertilen Basidien an dem unter-

1) Hofmeister's Handbuch II. 1. p. 114.

suchten Material sowie die ausserordentliche Zerbrechlichkeit der Sterigmen hatte leider auch zur Folge, dass es mir trotz langwierigen Suchens nicht gelang, ausgereifte Sporen in Verbindung mit den Basidien anzutreffen. Die constant auf den Hymenien zu findenden reifen Sporen, welche ich mit grösster Wahrscheinlichkeit als zu Cora gehörig glaubte aussprechen zu können, hatten die in Fig. 12 wiedergegebene Gestalt und Farbe. Ihr Durchmesser betrug etwa 6  $\mu$ .

### B. Die Gattung Rhipidonema Mattirollo.

Nachdem es gelungen war, in der Gattung Cora den Vertreter einer neuen Lichenengruppe zu erkennen, die der Gesamtheit der bisher gekannten Flechten als systematisch ebenbürtig zu coordiniren ist, lag die Vermuthung nahe, es möchten an ähnlichen Standorten in den Tropen noch andere Gattungen existiren, die bisher, sei unbekannt oder in ihrer systematischen Zugehörigkeit unerforscht bei der Untersuchung sich als Basidiomyceten-Flechten zu erkennen geben würden.

In der That ist es Mattirollo geglückt, aus den Herbarien noch eine zweite hierher gehörige Form an's Licht zu ziehen, die mit dem Gattungsnamen Rhipidonema belegt und welche schon von Krempelhuber für eine mit Cora verwandte Flechte gehalten worden war. Ich hatte leider nicht Gelegenheit, diese in den Sammlungen noch sehr seltene Pflanze, deren Vaterland Borneo ist, selbst zu untersuchen, bin hingegen in der Lage, über eine vielleicht derselben Gattung zuzutheilende Form aus West-Indien: das Dictyonema sericeum der Algologen, Einiges nach eigenen Beobachtungen mitzutheilen. Der Vollständigkeit halber sei es gestattet, auch die von Mattirollo untersuchte Art in aller Kürze zu besprechen.

#### Rhipidonema ligulatum Mattirollo.

(Cora ligulata Krempelhuber.)

Nach der Species-Beschreibung von Krempelhuber<sup>1)</sup> besitzt diese Form einen häutigen bis lederartigen Thallus von kreis- oder

1) Nuovo giornale botanico italiano, 1875. p. 15. Dort auch eine Habitus-Abbildung der Pflanze.

hrenförmiger Gestalt und 3—7 cm<sup>1)</sup> Dicke, welcher in annähernd horizontaler Richtung zunächst als einfache Scheibe einem Baumstamme ansitzt, sich aber später verlängert und das Substrat überragend sich in zungenförmigen Auswüchsen längs des Zweiges ausbreitet. Die obere Fläche der Scheiben hat eine matt-braungelbe Farbe und ist gewöhnlich etwas radial gestreift, wohl auch durch deutliche Zonen concentrisch gezeichnet. Die Unterseite ist nach Mattiolo bis auf einen schmalen Rand an der Peripherie mit einem weichen, gallertartigen Hymenium bekleidet, welche wie bei der Pilzgattung *Corticium* durch schwache Furchen gefeldert erscheint.

Von dem anatomischen Bau erwähnt Krempelhuber, dass die Thallusscheiben aus einem dichten Geflecht zarter, grüner Fäden aufgebaut seien und dass ein aus farblosen, verzweigten Fäden (Hyphen) bestehendes „Mark“ vorhanden sei. Mattiolo giebt von diesen blaugrünen Fäden, den Gonidien, an, dass sie unregelmässig im Thallus zerstreut lägen, sich jedoch in grösserer Anzahl in der Nähe der oberen Fläche fänden, eine Vertheilung, auf der die verschiedene Färbung beider Seiten beruhe. Diese Gonidien gehören der Gattung *Strytonema* an; die lebhaft blaugrün gefärbten, von braunen Heterocysten unterbrochenen Fäden der Alge sind vollständig von den längsverlaufenden Hyphen in einer geschlossenen Scheide umspannen. Die Hyphen des Thallus zeigen häufige Schnallenstellen.

Das Hymenium ist nach Mattiolo abweichend von *Cora* aus dicker verflochtenen und reichlich verzweigten Hyphen aufgebaut, welche wahrscheinlich ähnlich wie bei der *Telephoreen*-Gattung *Lypochnus* die Basidien als letzte Auszweigungen an der freien Fläche tragen. Sterigmen konnten nicht mit Sicherheit aufgefunden werden. Die reifen Sporen, welche sich reichlich auf der Oberfläche des Hymeniums vorfanden, hatten einen analogen Bau wie die von *Cora*. In einer genaueren Feststellung des Baues und der Entwicklungsschichte des Hymeniums war das untersuchte Material untauglich, da Mattiolo nur ein einziges, ausgereiftes Exemplar der Flechte zur Verfügung stand.

1) Soll wohl 3—7 mm heissen.



C. Die Gattung *Dictyonema* Agardh.*Dictyonema sericeum* Montagne.

(Dichonema sericeum Fries.)

Ueber die vegetativen Theile dieser Pflanze besitzen wir bereits einige auf genauerer Untersuchung beruhende Angaben von Bornet<sup>1)</sup>, welcher zum ersten Male die im Thallus vorhandenen Scytonemfäden als Gonidien erkannte und ihre eigenartige Hyphenumstrickung richtig beschrieb und abbildete. Die Fruktifikationsorgane scheinen noch niemals zum Gegenstand mikroskopischer Untersuchung gemacht worden sein, obwohl fertile Exemplare in den Herbarien, beispielsweise in Kew, vertreten sind.

Bornet giebt an, dass der Thallus in zwei verschiedenen Formen vorkomme, die sich durch Habitus und Wachstumsweise voneinander unterscheiden. Bald nämlich sei der Thallus in Gestalt kreisförmiger Scheiben entwickelt, die aus zahlreichen, strahlig geordneten Fasern von schmutzig weisser Farbe aufgebaut seien, zwischen denen die blaugrünen Gonidienfäden parallel verliefen, bald sei er unregelmässig über Moose ausgebreitet und aus aufrechten Stämmchen ähnlich denen der Oscillarieen-Gattung *Symploca* rasenförmig zusammengesetzt.

Beide dieser Formen habe ich auf Dominica untersuchen können, sie erwiesen sich aber als selbständige Arten, von denen nur die eine, nämlich die lamellos entwickelte, in die Gattung *Dictyonema* gesetzt werden kann. Von dieser Art habe ich zwar nur sehr spärliches und mit Ausnahme eines einzigen Exemplars nur steriles Material zur Verfügung gehabt. (Die Pflanze ist auf Dominica ausserordentlich selten und begegnete mir trotz sorgfältigen Suchens nur zweimal in der Nähe von Laudat, wo sie an Baumstämmen im Walde wuchs.) Doch liess sich an dem disponiblen Material Folgendes mit Sicherheit ermitteln.

Wie bei *Cora pavonia* und *Rhipidonema ligulatum* besteht der Thallus aus halbkreis- bis nierenförmigen Scheiben, welche einer

1) Recherches sur les gonidies des Lichens. Ann. des sciences nat., V. sér., tom. XVII, p. 37 und tab. 12.

mrinde einseitig angewachsen oder einen dünnen Zweig um-  
 end eine schräg nach unten gerichtete Stellung haben. (Siehe die  
 itus-Abbildung Taf. XVII, Fig. 4.) Die Scheiben sind beträchtlich  
 er als bei der vorhergehenden Art, indem sie nur etwa 2—3 mm  
 i sind. Theilungen des Thallus kommen vor, und zwar waren  
 den beobachteten Fällen wie bei *Cora* mehrere über einander  
 nde und nach oben successive an Grösse abnehmende Stücke  
 anden. Eine Einrollung des Randes ist nicht zu beobachten,  
 egen erscheint derselbe in eine grosse Anzahl feiner Zipfel und  
 zen fransenartig zertheilt. Die Farbe der Oberseite ist ein tiefes  
 mattes Blaugrün, die der Unterseite ein unscheinbares Grau;  
 gefranzte Rand dagegen zeigt eine elegante, weisslich-grüne Fär-  
 g, wodurch ein sehr hervorstechender Habitus-Charakter der  
 nze gegeben ist. Die Oberfläche ist auch für die Betrachtung  
 blossen Auge nirgends eine glatte, wie bei *Cora*, sondern durch  
 te Rippen und Leisten, welche einen vorwiegend radialen Verlauf  
 en, fein gezeichnet.

Das Hymenium findet sich, wie bei den erstbeschriebenen Pflanzen,  
 der Unterseite. Bei dem einzigen damit behafteten Exemplar  
 i Dominica war nur ein kleiner Theil der Thallus-Fläche damit  
 tanden; doch habe ich in Kew Exemplare mit weit ausgedehnteren,  
 ganze Unterseite bis auf eine schmale Randzone bekleidenden  
 menium gesehen. Bei zwei anderen Exemplaren des Herbariums in  
 w, die aber vielleicht einer anderen Art angehören, ist das Hymenium  
 ht in Gestalt einer zusammenhängenden Haut entwickelt, sondern  
 lt einzelne, tellerförmige Arcolen dar, die auf den ripponförmigen  
 sprüngen der Unterseite in Längsreihen angeordnet erscheinen.  
 Beschaffenheit des Hymeniums war bei dem frisch untersuchten  
 mplar weich und schmiegsam, eine Anzahl unregelmässiger Risse  
 l Furchen gaben dem Gebilde ein gefeldertes Aussehen. Die Farbe  
 r weisslich bis grau.

Was nun die innere Structur des Thallus betrifft, so weist  
 on der äussere Anblick derselbe auf eine sehr lockere, spunweb-  
 ige oder schwammige Beschaffenheit hin, und beim Befeuchten  
 t Wasser zeigt sich in der That eine solche in derselben Weise  
 e bei dem spongiösen Haftkörper von *Cora*.

Eine schwache Vergrösserung des im Ganzen unter das Mikroskop

gebrachten Thallus zeigt denselben aufgebaut aus zahlreichen Hyphenbündeln, welche in ungefähr radialer Richtung geschlängelt und unregelmässig nach der Peripherie verlaufen, sich an vielen Stellen spalten, verschmelzen, Hohlräume umschliessen, rippen- und leistenartig auf beiden Seiten des Thallus vorspringen und so ein Geflecht von anfangs radiärer, später unregelmässiger Struktur erzeugen. In den Hyphenbündeln der oberen Schichten eingebettet oder zwischen denselben frei zu Tage liegend verlaufen annähernd parallel mit den Hyphen die Gonidien oder Gonidienbündel, lebhaft blaugrün gefärbte, mit braunen Heterocysten versehene Scytonema-Fäden, welche von geschlossenen Scheiden von Hyphen auf das innigste umspunnen sind. (Vergl. Taf. XIX, Fig. 17, ein Stück des Randes von der Oberseite darstellend. Die Hyphen verlaufen hier noch regelmässiger und weniger zu Bündeln vereinigt als in den älteren Theilen des Thallus.) Gegen den wachsenden Rand hin, woselbst die Gonidien in den vorausseilenden Hyphenbündeln endigen, ist die Farbe der Algenzellen gelblich und blass, wodurch die elegante weissliche Umrandung der Thallusscheibe bedingt ist.

Von dem spezielleren Bau der Thallus-Elemente interessirt uns zunächst die sehr auffallende und im Flechtenreiche einzig dastehende Art der Umspinnung der Gonidien. Fig. 23, Taf. XX, zeigt uns ein Stück eines solchen Gonidiums bei starker Vergrösserung. Diese und mehrere der nachfolgenden Figuren sind der unten zu beschreibenden Gattung *Laudatea* entnommen. Dieselbe verhält sich jedoch in der Struktur der Gonidien dem Genus *Dictyonema* ganz gleich, so dass die bezüglichen Abbildungen für beide gelten können. Der Inhalt der Algenzellen ist ein körniges, vacuolenloses Plasma, an der Peripherie lebhaft blaugrün, in der Mitte oft etwas heller gefärbt.<sup>1)</sup> Die Heterocysten haben eine gelblichbraune Farbe und enthalten ein fast homogenes, nur mit wenigen Körnchen versehenes Plasma. Eine Schleimhülle um die Algenzellen war nirgends zu constatiren, auch nicht an Zellen, die man durch Druck mit dem Deckglase aus der Pilzumspinnung frei machte. Die absolute Dicke der Fäden betrug

1) Zuweilen ist der centrale Theil der Zelle durch seine hellere Färbung derartig markirt, dass man einen Zellkern vor sich zu haben glaubt. Tinctionen bestätigen indessen diese Vermuthung nicht.

mit Einschluss der Umspinnung durchschnittlich 22  $\mu$ , ohne dieselbe 14  $\mu$ .

Die in der Längsrichtung des Fadens verlaufenden Hyphen hängen sich ihrer ganzen Länge nach demselben aufs innigste an und verwachsen seitlich unter einander zu einer einschichtigen Hülle, welche den Algenfaden wie eine Epidermis dicht umgiebt. Die Ähnlichkeit dieser Umhüllung mit einer Epidermis wird dadurch noch grösser, dass die gemeinschaftlichen Längswandungen der Hyphen regelmässig gewellt sind und dass die Querwände in regelmäßigen Abständen auf einander folgen. Alle Wände, auch die durch Verwachsung von je zweien gebildeten Längswände des Netzes sind äusserst zart und dünn, dünner als die Wände der freien ballus-Hyphen. Selbst die Spitzen der Gonidienfäden sind von dem Hyphengewebe lückenlos überzogen, und nirgends tritt die Individualität der einzelnen Hyphen hervor. (Siehe Fig. 26, Taf. XX, welcher der Deutlichkeit halber der Algenfaden weggelassen ist.) Optische Querschnitte, wie sie Fig. 24 u. 25 darstellen, zeigen, dass es sich bis neun Hyphen sind, welche die Umspinnung liefern. Diese Zahlen heissen für alle Fälle constant zu sein. Der Inhalt der Umspinnungshyphen ist ein Protoplasma von hyalinerer Beschaffenheit als der freien Hyphen, erst mit Jod ist es deutlich sichtbar zu machen, indem es damit eine goldgelbe Farbe annimmt.

Da die Hyphenumspinnung als fester, lückenloser Ueberzug das Gonidium allseitig umgiebt, muss das Wachsthum der Alge mit dem des Pilzes genau gleichen Schritt halten. Diese Harmonie des Wachstums macht sich besonders beim Eintritt einer Verzweigung des Gonidiums bemerklich. Wie bei den freilebenden Formen der Gattung *Mytonema* findet nämlich auch bei den als Gonidien fungirenden eine „falsche“ Astbildung dadurch statt, dass sich an einer Grenzstelle, zuweilen auch einem blaugrünen Fadenglied die beiderseitigen Theile des Fadens an einander vorbeischieben, so zwar, dass entweder nur das eine Fadenstück einen Ast liefert oder dass beide Stücke sich gleichsam aneinander aufrichten. Häufig oder meistens betrifft die Astbildung mehrere nahe aneinander liegende Stellen desselben Mutterfadens, und nicht selten sind es dann zwei Paare von Aesten, die dicht neben einander aus dem Mutterfaden sich erheben. Die Pilzumspinnung verhält sich nun so, dass dieselbe



alsbald bei der Erhebung des oder der Zweige des Algenfadens sich über der Auszweigung mit hervorwölbt und, wenn ein Astpaar sich erhebt, dieses mit einer gemeinschaftlichen Kapuze überkleidet. Eine solche Kapuze spaltet sich erst eine Strecke weit über der Verzweigungsstelle, so dass jeder der beiden Tochterfäden wieder eine besondere Umspinnung erhält und von seinem Schwesterfaden isolirt ist. Uebrigens ist die Isolirung meistens nur eine innerliche, äusserlich verharren die Fäden in der Regel in derselben Wachstumsrichtung und verlängern sich dicht aneinander haftend in parallelen Linien. Einen Fall, wo der eine Faden eine andere Wachstumsrichtung eingeschlagen hat (vermuthlich, um bald einen neuen Astbüschel zu bilden, der sich den übrigen in seiner Wachstumsrichtung anschliesst) findet man in Fig. 27, Taf. XX, abgebildet.

Durch die Astbildung wird die im Allgemeinen radiale Richtung der Gonidienbündel nicht erheblich gestört, da meistens nur die unregelmässig liegenden Fäden sich verzweigen und die gebildeten Tochteräste alsbald wieder in geschlängeltem Verlauf nach der Peripherie streben. Immerhin ist durch die zahlreichen Ausnahmen von der Regel die Lagerung der Gonidien in älteren Thallustheilen eine ziemlich zerstreute.

Der Zusammenhang der Gonidienumspinnung mit den Hyphen des Thallus findet an wenigen, unbestimmten Stellen statt. In den meisten Fällen dürften die freien Hyphen nur die secundären, von den Gonidialhyphen abstammenden Bildungen sein. Es findet nämlich, wie man aus winzigen Thallusanfängen, die man zuweilen beobachtet, schliessen kann, eine Vermehrung der Flechte durch Soredien statt, dergestalt, dass ein Scytonemafaden mit seiner Scheide von Pilzhypen sich aus dem Verbande des Thallus ablöst. Ein solches Soredium keimt, indem einzelne Zellen der Hyphenumstrickung auswachsen und sich verzweigen.

Die synthetische Vereinigung der beiden Thalluselemente habe ich bei dieser auf Dominica seltenen Spezies nicht beobachten können. Dagegen gelang es, von der unten zu beschreibenden Flechte, deren Gonidien sich bis ins Detail denen von Dictyonema sericeum analog verhalten, kleine synthetische Thallusanfänge aufzufinden, an denen sich Folgendes beobachten liess. Die cylindrische Schleimhülle, welche den Faden des frei lebenden Scytonema

bekanntlich umgiebt, war von dem Pilz in der Weise angegriffen worden, dass einzelne Hyphen in das Innere der Hülle eindringen und daselbst in etwas geschlängeltem Verlauf in der Richtung der Längsaxe des Fadens weiterwuchsen. (Siehe Fig. 28, Taf. XX.) Die centrale Zellreihe war in diesem Zustande noch nicht in unmittelbarem Contact mit den Pilzhypen; ein solcher Contact musste also erst später durch Dickenwachsthum der durch die Schleimhülle offenbar reichlich ernährten Hyphen zu Stande kommen. An manchen Stellen hatten sich die Hyphen innerhalb der Schleimhülle in spitzem Winkel verzweigt und die Aeste sich zwischen die vorhandenen Hyphen eingeschoben. Solche Verzweigungsstellen sind oft noch an der fertigen Umspinnung deutlich erkennbar. Es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, dass die weitere Ausbildung der Umspinnung sich dadurch vollzieht, dass die Hyphen stärker in die Dicke wachsen, wobei ihre Seitenwandungen die erwähnte undulirte Gestalt annehmen, und dass endlich unter Einschiebung neuer Hyphen oder Hyphenäste ein seitlicher Contact und darauf eine Verwachsung zu einer rings geschlossenen Scheide erfolgt. Wie schon erwähnt, wird die Schleimhülle von dem Pilz vollständig aufgezehrt, so dass im fertigen Zustande nicht mehr die geringste Spur davon aufzufinden ist und die Hyphenumstrickung die Schleimhülle gleichsam ersetzt zu haben scheint. Der centrale *Scytonema*-Faden wird durch den Contact mit den Hyphen in seiner Ernährung erheblich gefördert, wofür seine starke Dickenzunahme, die lebhaft grüne Farbe und die körnige Beschaffenheit des Plasma Zeugniß ablegt. Dass auch die Pilzhypen von der assimilirenden Alge Vortheil ziehen, ist nicht zu bezweifeln und geht aus ihrer Dickenzunahme deutlich hervor.

Die freien Hyphen des Thallus haben einen Durchmesser von etwa 6  $\mu$ , sie führen ein hyalines, mit Jod goldgelb sich färbendes Plasma, sind durch wenig Scheidewände gefächert und im Vergleich zu *Cora* sparsam verzweigt. Seitliche Verschmelzungen und offene Fusionen benachbarter Hyphen sind häufige Erscheinungen (s. Fig. 20, Taf. XIX). Uebrigens bilden selbst die Zellen verschiedener Gonidienumsplinnungen zuweilen seitliche Anastomosen unter einander, indem einzelne Zellen einer Umspinnung zu Schläuchen auswachsen und

Die Pflanze ist eine der in der Gegend von ...

Die Pflanze ist eine der in der Gegend von ...

Die Pflanze ist eine der in der Gegend von ...

Die Pflanze ist eine der in der Gegend von ...

#### Die Pflanze ist eine der in der Gegend von ...

#### Die Pflanze ist eine der in der Gegend von ...

Die Pflanze ist eine der in der Gegend von ...

Die Pflanze ist eine der in der Gegend von ...

*laxum*), die durch den rasenförmigen Wuchs und die damit zusammenhängende lockere Thallusstruktur sich von *Dict. sericeum* unterscheidet. Fruktifikationsorgane sind meines Wissens niemals beschrieben worden. Aus der nachfolgenden Schilderung wird ersichtlich sein, dass die Pflanze nicht bloss in ihrer Wachstumsweise, sondern auch in der Hyphenstruktur des Thallus sowie in dem Ort und der Art und Weise der Hymeniumbildung sich als eine selbstständige Gattung darstellt, die nur in den Gonidien mit der vorhergehenden Form vollkommen übereinstimmt.

Ich fand die Pflanze im April dieses Jahres an demselben Ort, an welchem *Cora pavonia* so üppig gedieh: auf der oben geschilderten Lichtung von Laudat im Innern der Insel Dominica, 2000' Höhe über dem Meeresspiegel. Zu Ehren dieser auch in mancher anderen Hinsicht botanisch interessanten und herrlich gelegenen Oertlichkeit sei die Pflanze mit dem Gattungsnamen *Laudatea* getauft und die dort vertretene Species wegen der algenähnlichen Rasen, die sie bildet, *Laudatea caespitosa* genannt.

*Laudatea caespitosa* ist nicht allein auf der Bergwiese von Laudat eine häufige Erscheinung, sondern sie findet sich auch abweichend von *Cora* in den schattigen Regionen des umgebenden Urwaldes und wird ferner an anderen bergigen Orten der Insel<sup>1)</sup> häufig genug angetroffen. Sie scheint indessen ebenso wie *Cora* auf bergige und daher kühle und feuchte Standorte ausschliesslich beschränkt zu sein und in den heissen und während der „trockenen“ Jahreszeit regenarmen Ebenen und Thälern gänzlich zu fehlen. Gegen Austrocknung ist sie noch empfindlicher als *Cora*, da sie niemals auf Substraten gedeiht, die auch nur kurze Zeit vom direkten Sonnenlicht getroffen werden.

Als Substrat dienen der Flechte entweder umgefallene und vermodernde Stämme oder aufrechte Bäume, besonders solche, die mit niedrigen Moosen und kleinen phanerogamischen Epiphyten bewachsen oder mit einem humusartigen Detritus von verwesender Borke und altem, faserigem Wurzelwerk bekleidet sind. Aber auch die verschiedenartigsten, anderen Substrate werden, wenn

---

1) z. B. bei der Niederlassung Eggliston am Fusse des Couliabon-Berges, einer ähnlichen Oertlichkeit wie Laudat; an Mangobäumen u. dergl.



1. Die ...  
2. Die ...  
3. Die ...

4. Die ...  
5. Die ...  
6. Die ...  
7. Die ...  
8. Die ...  
9. Die ...  
10. Die ...

11. Die ...  
12. Die ...  
13. Die ...  
14. Die ...  
15. Die ...  
16. Die ...  
17. Die ...  
18. Die ...  
19. Die ...  
20. Die ...  
21. Die ...  
22. Die ...  
23. Die ...  
24. Die ...  
25. Die ...  
26. Die ...  
27. Die ...  
28. Die ...  
29. Die ...  
30. Die ...

31. Die ...  
32. Die ...  
33. Die ...  
34. Die ...  
35. Die ...  
36. Die ...  
37. Die ...  
38. Die ...  
39. Die ...  
40. Die ...  
41. Die ...  
42. Die ...  
43. Die ...  
44. Die ...  
45. Die ...  
46. Die ...  
47. Die ...  
48. Die ...  
49. Die ...  
50. Die ...

Jahreszeit auf dem blaugrünen Rasen als lebhaft in die Augen fallende, knorpelige oder häutige Ueberzüge von weisser Farbe. Die Anordnung dieser Organe auf dem vegetativen Thallus ist eine sehr charakteristische; sie ist, wie sich am natürlichen Standort leicht feststellen lässt, durch die Richtung des auf den Thallus fallenden Lichtes in der Weise bedingt, dass nur die der Lichtquelle abgekehrten, also in tieferem Schatten befindlichen Theile des Rasens zu fructificiren vermögen. Solche Rasen, welche über ein ebenes und daher allseitig gleichmässig beleuchtetes Substrat ausgebreitet waren, habe ich niemals fructificirend angetroffen; andererseits fanden sich zu gleichen Zeiten an unebenen Substraten die Sporenlager stets in der angegebenen Vertheilung vor. Demgemäss entwickeln sich an solchen Thallen, die über eine höckerige Rinde oder an Epiphytenwurzeln, lebenden Blättern u. dergl. ausgebreitet sind, die Fructifikationsorgane nur auf den Schattenseiten dieser Körper, bei solchen, welche umgefallene Baumstämme bewohnen, auf der Unterseite dieser Stämme, und endlich bei solchen, welche auf rissiger und zum Theil abgelöster Borke vegetiren, immer auf der Hinterseite der Borkenstücke. (Siehe die Habitus-Abbildung Fig. 5, Taf. XVII.) In dem letztgenannten Fall, wo die Fruchtkörper in fast vollständiger Dunkelheit gebildet werden, sitzen sie keinem grünen Thallus als Unterlage auf, sondern entspringen direkt einem aus Pilzhypen bestehenden Mycel, welches mit dem an der Aussenseite befindlichen Flechtenthallus zusammenhängt. In allen anderen Fällen gewahrt man nach dem Abheben des Fruchtkörpers unter demselben den grünen Flechtenthallus.

Die Beschaffenheit des Fruchtlagers ist die einer sehr weichen, wachsartigen Haut, welche ähnlich wie bei *Cora* durch zahlreiche Furchen und bucklige Hervorragungen unregelmässig gefeldert erscheint, dagegen niemals aus concentrisch angeordneten Reihen distincter Areolen zusammengesetzt ist. Die Farbe der Oberfläche ist ursprünglich ein reines Weiss, welches sich gegen das dunkle Blaugrün der vegetativen Theile sehr lebhaft und elegant abhebt. Doch ist zu bemerken, dass bei trockener Witterung die Farbe gewöhnlich grünlich oder schmutzig-grau ist, was daher rührt, dass fremde Organismen, wie Bacterien, allerhand Pilzsporen, kleine Algen u. dergl. sich während der Periode des unterbrochenen Wachstums darauf niedergelassen haben.

---

Zur Betrachtung der Strukturverhältnisse des Thallus wählen wir am besten einen Querschnitt durch einen Rasen, welcher auf einem möglichst ebenen Substrat sich ausgebreitet hat. Fig. 22, Taf. XX, zeigt uns ein Stück eines jugendlichen Thallus auf der Oberseite eines Markgrafia-Blattes. Wir unterscheiden ohne Weiteres zwei auf einander folgende Regionen, deren eine (dem Substrat zugekehrt) durch das freie Mycel des Pilzes charakterisirt ist, deren andere (dem Substrat abgekehrt) aus den längsverlaufenden Gonidienbündeln sich aufbaut, welche mit dem Mycel des Pilzes gleichsam wie die Stämmchen eines Grasrasens mit dem unterirdischen Wurzelgeflecht zusammenhängen. Die Aehnlichkeit des Mycels mit einem Wurzelsystem wird dadurch noch erhöht, dass in den meisten Fällen zwischen die Hyphen sich allerhand Detritus- und Humusbestandtheile einlagern. (Diese Bestandtheile sind in der Figur der Deutlichkeit halber fortgelassen.) Das besonders üppige Gedeihen der Pflanze auf alten, mit reichlichem Detritus und Humus bedeckten Rinden, weist übrigens darauf hin, dass der Pilz von jenen Substanzen Nutzen zieht, also gleichzeitig saprophytisch und parasitisch vegetirt.

Der Zusammenhang und die Grenze zwischen den beiden Regionen des Thallus ist nichts weniger als scharf bezeichnet. Die Gonidien sind an einem oder mehreren Punkten ihrer basalen Theile mit dem Mycel verbunden und verhalten sich hierin sowie in allen anderen wesentlichen Punkten der Struktur den Gonidien der vorhergehenden Gattung analog. Einen durchgreifenden Unterschied von den letzteren zeigen sie nur in der Wachstumsrichtung, indem sie nicht wie dort von dem Mycelkörper der Flechte in ihrer Lage abhängig, nicht einem scheibenförmigen Hyphenthallus eingebettet sind, sondern vielmehr den Flechtenthallus selbst aufbauen, wobei sie ihrem eigenen Wachstum unbehindert folgen und die Pilzhypen nur als begleitend erscheinen.

Die rasenbildenden Stämmchen (Gonidienbündel) verlängern sich durch apicales und intercalares Wachstum, vermehren sich durch falsche Astbildung in ganz derselben Weise wie bei *Dictyonema sericeum* und sterben in den unteren Parthien in unregelmässiger Folge allmählich ab, so dass gewöhnlich eine Strecke weit die lebenden Algenzellen durch Gruppen abgestorbener unterbrochen sind.

Die Pilzhypen bleiben ihrer ganzen Länge nach lebendig, auch wenn die Alge unten abgestorben ist, und es wird auf diese Weise ein lebendes Continuum zwischen den Spitzen der Stämmchen und der eigentlichen Mycelregion erhalten. Nach der Spitze zu verhältnismäßig sich die Gonidienfäden erheblich, auch unterscheiden sie sich hier durch eine blasse, gelbliche Färbung von den tiefer gelegenen Theilen. Morphologisch entsprechen die Spitzen des Rasens von *Laudatea* dem peripherischen Rand des Thallus von *Dictyonema*.

Ausser der Höhenzunahme durch die sich verlängernden Gonidienbündel hat der Thallus noch ein marginales Wachsthum durch seitliche Ausbreitung des Mycels und damit Hand in Hand gehende seitliche Vermehrung der Gonidien.

In allen, die feineren Strukturverhältnisse der Gonidien betreffenden Punkten stimmt *Laudatea caespitosa* so vollständig mit *Dictyonema sericeum* überein, dass auf die obigen Angaben, sowie auf Fig. 23—28, Taf. XX, verwiesen werden kann.

Ganz eigenartig ist hingegen bei *Laudatea* der Bau des Mycelorgans. Derselbe besteht, wie Fig. 22, Taf. XX, zeigt, aus einem sehr dichten System reichlich verzweigter und unregelmässig durch einander laufender Hyphen von beträchtlicher Dicke, die durch zahlreiche Anastomosen mit einander zusammenhängen. Zuweilen endigt ein Ast mit einer stumpfen Aussackung, die ihr Wachsthum eingestellt zu haben scheint. Fusionen benachbarter Aeste sind häufige Vorkommnisse. Schon oben wurde ferner auf den Fall hingewiesen, dass der grüne Theil eines auf einem abgelösten Borkenstücke erscheinenden Thallus auf der Vorderseite dieses Körpers sich befindet, während ein lediglich mycelialer Theil auf der dunklen Hinterseite des Borkenstückes vegetirt. Fig. 29, Taf. XXI, stellt ein abgetrenntes Fragment des letzteren Theiles dar. Man bemerkt, dass eine grosse Anzahl von Aesten (x) sich aus dem ebenen, spinnwebartigen Mycel erheben; sie sind es, aus denen der reproductive Theil des Thallus sich aufbaut.

Was die Dimensionen der Thalluselemente anbetrifft, so beträgt die Dicke der freien Hyphen circa  $8\ \mu$  im Durchschnitt, die der Gonidien mit ihrer Umspinnung etwa  $3\ \mu$ , ohne dieselben hingegen  $5\ \mu$ . An den verschmälerten Spitzen sind die Stämmchen auf etwa die Hälfte ihrer Dicke reducirt.



Ueber den Bau der reproductiven Theile, welcher von *Cora* und *Dictyonema* recht erhebliche Verschiedenheiten aufweist, belehrt uns Fig. 30, Taf. XXI. Eine mächtige, subhymeniale Schicht ist aus starken, reichlich und stumpf verzweigten Hyphen, welche sehr häufig Fusionen mit einander bilden, locker und regelmässig aufgebaut. Die obersten Auszweigungen schliessen dichter zusammen und bilden die Basidienschicht. Nach unten zu endigt die subhymeniale Schicht in der Hyphenumstrickung der Gonidien, und nur in dem oben erwähnten Fall, wo ein gonidienloser Thallus auf einer dunklen Substratfläche ausgebreitet ist, hängen die subhymenialen Hyphen direkt mit dem Mycelkörper der Flechte zusammen.

Zuweilen bemerkt man in der subhymenialen Schicht eine Aueinanderfolge von Schichten, die durch dünne Zonen von allerhand eingelagertem Detritus markirt sind (siehe die Figur). Es rührt dies daher, dass während der Unterbrechung des Hyphenwachstums in trockenen Perioden sich fremde Organismen und Staubtheile auf der Oberfläche des Fruchtkörpers niederlassen und dass die dadurch gebildete Schicht bei erneutem Wachsthum von den Hyphen durchbrochen und in das Innere eingeschlossen wird. Ueber sonstige Einzelheiten des Baues des Fruchtkörpers orientiren die Fig. 30 u. 31 besser als jede Beschreibung.

Die Entwicklungsgeschichte des Fruchtkörpers ist aus der Art des Zusammenhanges mit dem Thallus leicht zu entnehmen und lässt sich auch in den successiven Stadien unschwer beobachten. Einzelne Zellen der Gonidienumspinnungen erheben sich papillenförmig nach aussen und wachsen zu längeren Schläuchen aus, die sich dann in der angegebenen Weise verzweigen und zu lockeren Complexen zusammenordnen. Den Beginn der Fruchtkörperbildung illustriert die Fig. 32.

Der Bau der Basidienschicht weist keine erheblichen Verschiedenheiten von *Cora* auf. An dem untersuchten Material waren die fertilen Basidien häufiger als im Hymenium von *Cora*, immerhin aber ihre Anzahl eine ungleich geringere als bei allen anderen Hymenomyceten. Die Entwicklung der vier Sterigmen und Sporen erwies sich als durchausübereinstimmend mit den Befunden de Bary's<sup>1)</sup>

1) l. c.

an *Corticium amorphum*. In Fig. 33, a—f, sind die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien nach Beobachtungen an frischem Material zusammengestellt. Die Sporen im Zustande völliger Reife in Verbindung mit den Sterigmen anzutreffen, gelang, vermuthlich aus den schon für *Cora* angegebenen Gründen, ebensowenig wie dort. Die abgebrochenen Sporen, die sich auf dem Hymenium vorfanden und an deren Zugehörigkeit zur Pflanze wegen ihrer Anzahl und ihres constanten Vorkommens kaum gezweifelt werden kann, hatten die in Fig. 34 dargestellte Form.

---

## II. Vergleichende Uebersicht der Ergebnisse.

Aus den dargelegten Beobachtungen über *Cora pavonia*, *Dictyonema sericeum* und *Laudatea caespitosa*, zu denen noch die Angaben Mattirollo's über *Rhip. ligulatum* hinzukommen, ergeben sich nun für unsere Auffassung der Organisation dieser Gewächse folgende Resultate:

1. Die in Rede stehenden vier Pflanzen sind Flechten, denn sie stellen Consortien von Pilzen und Algen dar, dergestalt, dass beide Theile sich in ihrer Ernährung gegenseitig bedingen und zusammen eine biologische Einheit bilden.

Die als Gonidien fungirenden Algen gehören den Gattungen *Chroococcus* und *Scytonema* an, zwei Formen also, welche auch bei anderen Flechten häufig als Gonidien angetroffen werden. Dagegen ist die Art und Weise der Umspinnung der Gonidien seitens des Pilzes eine solche, wie sie im Flechtenreiche sonst nur ganz selten oder gar nicht vorkommt. Hatten wir schon bei *Cora* eine aussergewöhnliche Innigkeit der Umstrickung der Gonidien kennen gelernt, so zeigte sich dieselbe bei *Rhipidonema* und *Laudatea* in einem ganz auffallenden und eigenartigen Grade entwickelt. Von allen beschriebenen Flechten-Gonidien sind hierin nur diejenigen von *Coenogonium* und *Cystocoleus* mit jenen vergleichbar. Diese bestehen, wie

Schwendener<sup>1)</sup> und Thwaites<sup>2)</sup> gefunden haben, aus langen, verzweigten und zu einem ähnlichen Geflecht wie der Thallus von Dictyonema verfilzten Fäden grüner Algen (und zwar, wie Bornet nachgewiesen hat, grüner oder röthlicher Chroolepus-Arten), welche von längsverlaufenden Pilzhypphen scheiden- oder netzartig umspunnen sind. Ich habe Gelegenheit gehabt, zwei Vertreter der Gattung Coenogonium in West-Indien und Venezuela lebend zu untersuchen, und füge von beiden Formen in Fig. 35—39, Taf. XXI, einige Abbildungen zum Vergleich mit den Gonidien von Dictyonema und Laudatea bei. Die Vollständigkeit der Hyphenumstrickung ist bei der in Fig. 35—38 dargestellten Art<sup>3)</sup> (aus Dominica) viel geringer als bei der anderen in Fig. 39 skizzirten Form (aus Trinidad und Venezuela). Nur bei der letzteren fand ich den Chroolepus-Faden von einer dichten Scheide von Pilzhypphen umgeben. Bei keiner von beiden Arten wird die fortwachsende Spitze des Algenfadens so vollständig in die Umstrickung hineingezogen, dass sie beständig von einer Kapuze aus Pilzhypphen überkleidet wird, und niemals zeigen sich die Hypphen durch den Contact mit der Alge so auffallend modificirt, wie es bei Dictyonema und Laudatea der Fall ist. Ein grosser Unterschied zwischen den beiderlei Pflanzen liegt eben darin, dass bei den letztgenannten Flechten der Pilz in das Innere einer Gallertscheide eindringt und die Substanz derselben verzehrt, während er bei Coenogonium nur oberflächlich mit dem Körper der Alge in Contact kommt. Ein Eindringen des Pilzes in die Schleimhülle der Alge findet sich hingegen bei den Ascomyceten-Flechten Stereocaulon, Collema und Ephebe nebst Verwandten, bei denen aber wiederum keine Resorption der schleimigen Substanz vorkommt.

Ein wichtigerer Unterschied von den Ascomyten-Flechten ist durch die abweichende Schichtenbildung und durch die damit in

1) Flora 1882, p. 225, und in Nägeli's Beitr. z. wiss. Bot., 1860—68.

2) Magaz. of natur. History, 2. ser., vol. III, 1849.

3) Diese Art ist auch deshalb besonders interessant, weil die Algenfäden ebenso häufig frei lebend wie als Gonidien von Coenogonium (und zwar beide Zustände mit einander vermischt) vorkommen. Im freien Zustande entspricht die Alge dem Chroolepus villosus Ktze. Das habituelle Aussehen des Thallus von Alge und Flechte ist ganz übereinstimmend: Ein zottiges, baumwollenähnliche Büschel röthlicher Fäden sitzt locker an Baumrinde u. dergl. an. Ein scheibenförmiger Fächer, wie bei anderen Arten, wird nicht gebildet.

Zusammenhang stehende Eigenartigkeit des habituellen Wuchses gegeben. Den Thallus von *Cora* könnte man mit dem einer heteromeren Laubflechte allenfalls für gleichartig erachten, insofern er laubartig entwickelt ist und die Gonidien in einer besonderen, differenzierten Schicht enthält. Andererseits bedingt aber der bei anderen Laubflechten nicht vorkommende Mangel einer festen, pseudoparenchymatischen Rinde eine durchgreifende Verschiedenheit von jenen. Auch hat der spongiöse Haftkörper von *Cora* nirgends in der Reihe der Ascolichenen seines Gleichen.

Bei den Gattungen *Rhipidonema*, *Dictyonema* und *Laudatea* findet sich ferner in der Ausbildung der Gonidien mit ihren Umspinnungen zu besonderen Organen eine Erscheinung, die bei anderen Flechten vermisst wird. Jene Organe bilden hier individualisirte Glieder von ansehnlicher Grösse, die mit dem Mycelkörper nur an wenigen Punkten organisch zusammenhängen, demselben gleichsam als differenzierte Assimilationsorgane eingesetzt erscheinen. Bei *Laudatea* bedingt diese Erscheinung eine äussere Gliederung des Thallus, die sich gewissermassen mit der Differenzirung höherer Gewächse in Spross und Wurzel vergleichen lässt.

Was die Vermehrung durch Gonidien betrifft, so konnten wir es für alle drei beschriebenen Gattungen wahrscheinlich machen, dass ein Freiwerden von Gonidiengruppen aus dem Thallus häufig vorkommt und dass diese Gonidien mit ihrer Umspinnung aus Pilzzellen zu Anfängen neuer Thalli werden können.

Als ein zweites, wesentliches Untersuchungsergebniss können wir den Satz verzeichnen:

2. Der flechtenbildende Pilz ist bei jeder der vier abgehandelten Gattungen ein Hymenomycet, denn er entwickelt Fruchtkörper, welche ein aus Basidien und Paraphysen bestehendes Hymenium auf der freien Aussenfläche tragen. Hier haben wir uns nun mit der Frage nach der Homologie der einzelnen Glieder unserer Pflanzen mit den Thallustheilen der Hutpilze auseinanderzusetzen.

Die Gründe, welche schon ältere Autoren bestimmten, die Gattung *Cora* zu den Hutpilzen zu stellen, beruhten einerseits auf der frappanten äusseren Aehnlichkeit des Thallus dieser Flechte mit den scheibenförmigen, einseitig ausgewachsenen Fruchtkörpern mancher



Polyporeen und Telephora-Arten, andererseits auf der Beschaffenheit der auf der Unterseite des Thallus befindlichen Organe, welche mit den rissigen und gefelderten Hymenien so vieler Telephoreen übereinstimmen. Wir haben gesehen, dass auch die Anatomie unserer Pflanzen jene Ansicht von ihrer systematischen Zugehörigkeit zu den Hymenomyceten durchaus bestätigt. Was der Durchführung der Homologie zwischen dem Thallus von *Cora* sowie von *Rhipidonema* und *Dictyonema* mit dem Fruchtkörper einer *Telephora* Schwierigkeiten in den Weg setzt, ist einmal das Fehlen eines eigentlichen, saprophytischen Mycels bei jenen Flechten, das andere Mal die Thatsache, dass der Thallus längere Zeit steril ist und den eigentlichen Vegetationskörper der Flechte darstellt, und dass auf ihm die Hymenien wie sonst die Fruchtkörper aus einem Mycel hervorsprossen.

Bei *Laudatea* begegnet die Durchführung der Homologie weniger Hindernissen. Man kann sich hier nämlich den Fruchtkörper auf ähnliche Weise zu einem krustenförmigen Fruchtlager reducirten, wie man dies bei vielen Vertretern der Gattung *Telephora*, ferner bei allen *Corticium*-Arten annehmen muss. Das Mycel eines solchen Pilzes würde dann sein Homologon unschwer in den gesamten vegetativen Thallus von *Laudatea* mit Ausschluss der Gonidien finden.

Aber auch die Schwierigkeiten bei den drei ersten Gattungen lassen sich, dünkt uns, heben, wenn wir nämlich die Anschauungen von J. Sachs<sup>1)</sup> gelten lassen, dass der Fruchtkörper eines Hutmilzes nichts anderes sei als ein reducirter Spross und das Mycel nichts anderes als ein Wurzelsystem. Bei den Flechten, sagt Sachs, ist entsprechend ihrer Zusammensetzung aus Pilzen und Algen, durch die sie gleichsam zu assimilirenden Pflanzen geworden sind, auch die Sprossbildung häufig eine weit vollkommenere als bei anderen Pilzen, und daraus folgt wieder, dass bei ihnen auch der Gegensatz zwischen Spross und Wurzel schärfer ausgesprägt ist als bei anderen Pilzen. Halten wir dies fest, so erscheint es uns nicht mehr befremdlich, dass der hutförmige Fruchtkörper einer *Telephora* als der eigentliche Spross des Pilzes sich durch den Eintritt der Symbiose wieder einem gewöhnlichen Spross (dem grünen Thallus von *Cora*) umgibt.

1) Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie, 1882, p. 42, 86 u. 474—476.

staltet, der eine vegetative und eine fructificative Periode hat, und dass das ursprünglich saprophytische oder parasitische Mycel als das zugehörige Wurzelsystem ebenfalls so modificirt wird, dass es nur noch als Wasserreservoir und Haftorgan zu fungiren hat. Bei *Dictyonema* ist das Wurzelsystem zu einigen spärlichen Haftfasern reducirt, da der „Spross“ selbst durch seine spongiöse Struktur auf Einsaugung grösserer Wassermengen angepasst ist, während wiederum bei *Laudatea* die ernährungs-physiologische Funktion der Wurzel in den Vordergrund tritt, beziehungsweise die Wurzel ihre saprophytischen Eigenschaften behalten hat.

Ein anderer Unterschied von den echten Hymenomyceten besteht in der Seltenheit der fertilen Basidien, die sowohl bei *Cora* als bei *Laudatea* eine sehr auffallende Erscheinung ist.<sup>1)</sup> Man kann sich jedoch leicht vorstellen, dass durch die mit der Symbiose gegebene Steigerung und Erleichterung der Ernährung die Sporenfruktifikation herabgesunken und die vegetative Vermehrung in den Vordergrund getreten ist. Den Einwand, dass ja die Ascomycetenflechten reichlich fructificiren, kann man hier nicht erheben; denn der meist dürre und trockene Standort dieser Gewächse bedingt eine so spärliche vegetative Thätigkeit, dass die Pflanzen auf eine möglichst vielseitige und reichliche Vermehrung angewiesen sind.

Unsere gesammten Beobachtungen führen nun schliesslich in Uebereinstimmung mit den Resultaten Mattiolo's zu dem Ergebniss:

3. Die Gattungen *Cora*, *Rhipidonema*, *Dictyonema* und *Laudatea* bilden eine besondere Gruppe von Flechten, die der Gesammtheit der bisher bekannten Lichenen als systematisch ebenbürtig an die Seite zu stellen ist. Wir acceptiren für die neue Gruppe den von Mattiolo vorgeschlagenen Namen der „Hymenolichenes“.

Die Unterschiede der vier Hymenolichenen-Gattungen können wir folgendermaassen präcisiren:

1. *Cora*. Thallus scheibenförmig, den einseitig angewachsenen

1) Wenn sie sich nicht etwa durch die Ungunst der Jahreszeit erklärt. Vielleicht ist die Fruktifikation gegen das Ende der nassen Zeit (im Oktober und November) bedeutend ergiebiger als während der Monate, in der meine Untersuchungen angestellt wurden.

Fruchtkörpern mancher *Telephora*-Arten gleich gestaltet, später in krausen, durch Theilung entstandenen Gruppen entwickelt. Die Scheiben durch wellenförmige Biegungen concentrisch gezeichnet, am Rande nach oben eingerollt. Gonidien in einer mittleren Schicht, durch Gruppen von *Chroococcus*-Zellen gebildet. Hymenium auf der Unterseite, unregelmässig rissig. Subhymeniale Schicht aus dicht gebauten Papillen zusammengesetzt.

2. *Rhipidonema*. Thallus locker und lacunös gebaute Scheiben bildend, einseitig angewachsen, von der Insertion aus das Substrat eine Strecke weit überziehend und in neue Scheiben auswachsend. Scheiben undeutlich concentrisch gezeichnet und radial gestreift, mit nicht eingerolltem Rande. Gonidien der oberen Fläche genähert, aus langen, verzweigten *Scytonema*-Fäden bestehend. Hymenium auf der Unterseite, durch Furchen gefeldert. Subhymeniale Schicht aus stumpf verzweigten Hyphen locker aufgebaut.

3. *Dictyonema*. Thallus und Gonidien wie bei *Rhipidonema*. Hymenium auf der Unterseite, durch Furchen gefeldert. Subhymeniale Schicht aus spitzer verzweigten und dichter gelagerten Hyphe aufgebaut. (Mit dieser Gattung kann die vorhergehende vielleicht vereinigt werden.)

4. *Laudatea*. Thallus rasenförmig entwickelt, die Stämmchen des Rasens aus den Bündeln der Gonidien aufgebaut und aus einer wurzelartigen Mycel entspringend. Gonidien wie bei *Dictyonema*. Hymenien auf den Schattenseiten der Substratheile, höckerig und furchig. Subhymeniale Schicht aus stumpf verzweigten und lockverbundenen Hyphen aufgebaut.

### III. Zur Systematik und Nomenclatur.

#### A. *Cora*.

Wohl wenige Pflanzengattungen haben so wechselvolle, systematische Schicksale aufzuweisen, als die Gattung *Cora*. Es sei gestattet, derselben hier in einem historischen Ueberblick kurz zu gedenken.

Wir können mit Mattiolo<sup>1)</sup> in der Reihenfolge der Ansichten über die systematische Stellung von *Cora* drei Perioden unterscheiden, in denen successive die Gattung als Alge, als Pilz und als Flechte gegolten hat.

Die ersten Schriftsteller, welche der Pflanze Erwähnung thun, sind Gmelin<sup>2)</sup>, Swartz<sup>3)</sup> und Woodward<sup>4)</sup>, welche am Ende des vorigen Jahrhunderts die *Cora pavonia* unter den Algen als *Ulva montana* Gm. aufführten. Der Autor des Gattungsnamens *Cora* ist E. Fries<sup>5)</sup>, der im Jahre 1825 das neue Genus in die damalige Familie der Byssaceen, d. i. zu den Gattungen *Coenogonium*, *Lichina* u. s. w. übertrug.

Schon vorher (1805) hatten Weber und Mohr<sup>6)</sup> die Ansicht ausgesprochen, die *Ulva montana* sei ein Pilz, und sie als *Telephora pavonia* zu den Hymenomyceten gestellt. Dieser Ansicht stimmte 1820 Sprengel<sup>7)</sup> bei und beschrieb gleichzeitig eine neue Species, die *Telephora glabrata*. Nach dem Vorgang von Sprengel gab sodann auch Fries<sup>8)</sup> 1838 seine Meinung von der Zugehörigkeit der Pflanze zu den Byssaceen auf und stellte *Cora* neben *Corticium* und *Cyphella* in die Gruppe der Auricularieen, eine Aenderung, in der er 11 Jahre später<sup>9)</sup> durch die Entdeckung viersporiger Basidien bedeutend bestärkt wurde. Die gleiche Ansicht von den Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung theilte Krombholz<sup>10)</sup>, der 1831

1) Dessen Angaben ich die meisten der nachfolgenden Notizen entnehme, da mir die Litteratur nicht vollständig zur Verfügung steht. Die Citate sind daher ebenfalls theilweise nach Mattiolo.

2) *Systema naturae*, nach Woodward.

3) *Nova genera et species plantarum seu prodromus . . . vegetabilium . . . quae . . . in Indica occ. digessit O. Swartz. Holmiae 1788*, p. 148.

4) *Observations upon the generic character of Ulva. Trans. of the Linn. Soc. III*, p. 53, 1797.

5) *Systema orbis vegetabilis*, Lundae 1825, p. 300.

6) *Beiträge zur Naturkunde. Einige Worte über unsere Seegewächse*, p. 326. Kiel 1805.

7) *Plantarum cryptogamicarum tropicarum pugillus. K. Vet. Ac. Handl.*, p. 51. Stockholm 1820.

8) *Epicrisis systematis mycologici*, p. 556. Upsaliae 1836—38.

9) *Summa vegetabilium Scandinaviae*, p. 333, not. IIIa; p. 526, not. IVa.

10) *Natürliche Abbildung und Beschreibung der Schwämme*, p. 76; tab. V, fig. 16. 1831.



die *Cora gyrolophica* Fr. unter dem Namen *Gyrolophium elegans* Kunze abbildete und im Text neben *Telephora* aufführte, ferner Lévêillé<sup>1)</sup>, welcher das früher ebenfalls als Alge betrachtete *Dichonema aeruginosum* Nees als *Cora Neesiana* der Gattung zuführte, und endlich Lindley<sup>2)</sup>, Bonorden<sup>3)</sup> und Berkeley<sup>4)</sup>, von denen der letztere ein vollkommen entwickeltes „Hymenium“ untersucht zu haben angiebt.

Von den Hymenomyceten gelangte Cora endlich zu den Flechten; doch war diese Neuerung zunächst nur zur Hälfte ein Fortschritt, denn von den Hymenomyceten, zu denen die Pflanze in Wahrheit gehörte, entfernte sie die neue Forschung scheinbar für immer. Im Jahre 1861 nämlich beschrieb Nylander<sup>5)</sup> nicht allein die Gonidien von Cora, sondern er gab auch eine detaillierte Beschreibung der „Apothecien“ mit regulären Ascis, Paraphysen, Sporen u. s. w. Cora war also jetzt eine gewöhnliche Ascomyceten-Flechte und fand als solche in der Familie der Lecanoreen ihren Platz.

Später lieferte sodann Bornet<sup>6)</sup> eine genauere und richtigere Beschreibung der Gonidien, und auch Krempelhuber<sup>7)</sup> gab einen Beitrag zur Kenntniss der Gattung, indem er eine von Beccari auf Borneo gesammelte Pflanze als *Cora ligulata* den bisher beschriebenen vier Formen hinzufügte.

Die Ermittlung der wahren, systematischen Verwandtschaft von Cora und eine genauere Kenntniss ihrer Struktur verdanken wir Mattiolo<sup>8)</sup>, dessen Resultate wir schon in der Einleitung kurz skizzirt haben. Es ergab sich, dass die Wahrheit in der Mitte lag zwischen den Ansichten derer, die Cora für einen echten Pilz hielten, und derer, die eine gewöhnliche Flechte aus ihr machen wollten. Cora war in der That einerseits ein Pilz, aber sie war mehr als ein solcher, denn sie war andererseits eine Flechte, aber sie war

1) Ann. des sc. nat., III. sér., vol. V, p. 154, 1846; und in D'Orbigny, Dictionnaire, vol. VIII, p. 487.

2) The vegetable kingdom., 2. ed., p. 41, 1847.

3) Handbuch der allgemeinen Mykologie, p. 161, 1851.

4) Introduction to cryptogamic botany, p. 358. London 1851.

5) Mém. de la Société des Sc. Nat. de Cherbourg, tom. III, p. 163—194. 1861.

6) Recherches sur les gonidies des Lichens, p. 75, 77, 80. Ann. des Sc. Nat., V. sér., t. XVII.

7) l. c.

8) l. c.

keine Ascomyceten-Flechte. Die Nylander'sche Angabe von dem Vorkommen von Apothecien auf dem Thallus von *Cora* konnte Mattiolo in keiner Weise bestätigt finden, auch keinerlei Wahrscheinlichkeit für ein solches Vorkommen erbringen. Vermuthlich ist diese Angabe auf eine Beobachtung parasitischer, zuweilen auf *Cora* wachsender Ascomyceten zurückführbar. Die Vertreter der Gattung *Cora* müssen nach Mattiolo eine besondere Flechtengruppe bilden, die der Gesamtheit der übrigen Flechten als systematisch ebenbürtig zu coordiniren ist. Ferner muss wahrscheinlich die *Cora ligulata* Kr. als besondere Gattung der „Hymenolichenen“ dem genus *Cora* zur Seite gestellt werden. Von den beiden Gattungen ist *Cora* wegen ihrer „einsporigen Basidien“ am nächsten verwandt mit der Telephoreen-Gattung *Kneiffia*, *Rhipidonema* hingegen wegen der eigenthümlichen Struktur ihres Hymeniums mit der gleichfalls zu der Telephoreen gehörigen Gattung *Hypochnus*.

Von den in vorliegender Arbeit mitgetheilten Untersuchungen erscheint für die Systematik der Formen die Beobachtung von Wichtigkeit, dass die Basidien sich als typisch viersporig und nicht, wie Mattiolo gefunden zu haben glaubte, als einsporig sich herausgestellt haben. Es hat sich demnach die ältere Beobachtung von Fries<sup>1)</sup>, wonach der Pflanze „*sporophora tetraspora*“ zukommen sollen, als richtig erwiesen.

Diesen historischen Angaben über die systematische Stellung der Gattung müssen wir ferner einige Bemerkungen über die Specieskunde der bisher bekannt gewordenen Formen beifügen. Wenn wir von der in der vorliegenden Arbeit geschilderten Form zunächst absehen, so sind bisher, wie aus der obigen Uebersicht hervorgeht, sechs Arten von *Cora* beschrieben worden, von denen die eine (*Cora sericea* Fr.) schon früher in das genus *Dichonema* Nees und die andere (*Cora ligulata* Kr.) in das genus *Rhipidonema* Matt. aufgegangen ist. Die übrigen vier Species sind *Cora pavonia* Fr., *C. glabrata* Spr., *C. gyrolophica* Fr. und *C. Neesiana* Kr. Von den beiden letzteren behauptet Streinz<sup>2)</sup>, dass sie identisch seien, und führt

1) Summa vegetabilium Scandin., l. c.

2) Nomenclator fungorum, p. 209.



sie als Synonyma auf. Leider waren Mattirollo sowohl wie mir die Original Exemplare nicht zugänglich, so dass eine Nachprüfung der Angabe von Streinz unterbleiben musste. Aus der synonymen Bezeichnung *Dichonema aeruginosum* Nees = *Cora Neesiana* Kr. scheint mir indessen hervorzugehen, dass diese Art nicht zu *Cora*, sondern zu *Dictyonema* gehört und vielleicht = *Dichonema sericeum* Mont. = *Cora sericea* Fr. ist. Als scheinbar gute Arten bleiben demnach *Cora pavonia*, *glabrata* und *gyrolophica* bestehen. Die Unterscheidung dieser drei Formen stützt sich nun nach der von Fries<sup>1)</sup> gegebenen Diagnose lediglich auf äussere, rein habituelle Merkmale und ist üderdies aus trockenem Material entnommen worden. Dass solche Merkmale aber bei der Artenunterscheidung bedenklich sind, da sie an Exemplaren derselben Species, je nach Alter und Standort wechseln, hebt schon Mattirollo, dem nur wenige Exemplare zur Verfügung standen, hervor und ich muss dies nach Prüfung zahlreicher frischer Exemplare von *C. pavonia* durchaus bestätigen.

Aus den anatomischen Angaben Mattirollo's würde indessen hervorgehen, dass *Cora pavonia* Fr. und *C. glabrata* Sp. in der That gut unterschiedene Arten sind, wenn sich seine Beobachtung einer die Hyphen verbindenden Gallerte bei *Cora glabrata* an frischem Material bestätigen liesse. Vor der Hand jedoch kann diese Differenz noch nicht als gültig anerkannt werden. Als anatomische Verschiedenheit von untergeordneter Bedeutung erscheint die geringere Grösse der Gonidien bei *C. glabrata*, welche Mattirollo constatiren zu können glaubte.

Was nun die von mir auf Dominica untersuchten Formen betrifft, so bin ich der Ansicht, dass sie sämtlich derselben Species angehören, so sehr auch die Individuen nach Grösse, Form, Ausprägtheit der Zonen und der Einrollung des Randes, besonders aber nach der Entwicklung des Haftkörpers sich zuweilen von einander entfernen. Einen habituellen Unterschied kann ich auch zwischen diesen Formen aus Dominica und den von Mattirollo beschriebenen und abgebildeten, welche aus dem benachbarten Guadeloupe stammen, nicht erkennen mit Ausnahme eines einzigen Punktes, der noch der Erwähnung bedarf. Mattirollo nämlich giebt an, dass der Ran-

1) *Epicrisis systematis mycologici*,

seiner Exemplare nach unten, „also in entgegengesetztem Sinne als bei *Telephora hirsuta*“ eingerollt sei, während sämtliche von mir untersuchte Exemplare einen nach oben, also in gleichem Sinne wie bei *Telephora hirsuta*, eingerollten Rand besitzen. Sollte nun die erstere Angabe nicht auf einem Irrthum beruhen (in welchem Fall auch die Querschnittsabbildung Fig. 11 bei Mattiolo zu corrigiren wäre), so würden wir Beide ohne Zweifel zwei verschiedene Species in der Hand gehabt haben. In diesem Falle aber hätten wir eine neue Confusion in der Specieskunde zu überwinden: Es sind nämlich sämtliche im Herbarium zu Kew befindliche Exemplare von *Cora*, welche als *C. pavonia* bestimmt sind (und zwar ist dies die einzige in Kew vertretene Art), deutlich nach oben eingerollt, also in entgegengesetztem Sinne wie die Exemplare Mattiolo's, welche ebenfalls als *Cora pavonia* bestimmt waren. Entweder also wechselt bei Individuen derselben Art die Richtung der Einrollung, oder die Speciesbestimmung in Kew ist unrichtig, oder diejenige der von Mattiolo untersuchten Exemplare ist unrichtig, oder die Angabe Mattiolo's, dass seine Exemplare einen nach unten eingerollten Rand besessen hätten, beruht auf einem Irrthum. Da von diesen vier Möglichkeiten nur eine der beiden letzteren annehmbar erscheint, wollen wir vor der Hand festhalten, *Cora pavonia* habe einen nach oben eingerollten Rand, und die in Kew vertretenen sowie die von Mattiolo und mir untersuchten Exemplare gehörten dieser Species an. Die Aehnlichkeit meiner Exemplare mit denjenigen in Kew ist übrigens äusserlich eine so vollständige, dass ich nicht annehmen kann, ein früherer Beobachter habe beiderlei Formen als verschiedene Species angesehen.

Was endlich die *Cora gyrolophica* Fr. und ihre Beziehung zu *Cora pavonia* anbetrifft, so bin ich der Ansicht, dass sie mit der letzteren wohl ebenfalls zusammenfällt. Wenigstens ist es mir nicht möglich, aus der Abbildung der Pflanze bei Krombholz irgend ein eigenthümliches Merkmal zu eruiiren, welches zur Aufstellung einer besonderen Species berechtigte.

Alles in Allem halte ich es demnach für zweckmässig, vor der Hand nur eine einzige Species anzunehmen, die *Cora pavonia* Fr., und die anderen drei beschriebenen Arten (*C. glabrata*, *Neesiana* und *gyrolophica*), deren Diagnose unsicher ist oder auf variablen



Merkmale beruht, als vorläufig unhaltbar zu betrachten. Dass der Thallus von *Cora pavonia* sehr wechselnde Formen aufweist, hat übrigens schon Fries wahrgenommen, der in den *Novae symbolae mycologicae*<sup>1)</sup> die Species als „valde protea“ bezeichnet.

Der Verbreitungskreis von *Cora pavonia* ist ein ausserordentlich grosser, er erstreckt sich, wie es scheint, auf die meisten Länder des tropischen Amerika. Sie ist unter Anderem von Swartz auf Jamaica, von Perrin und Herminier auf Guadeloupe, von mir auf Dominica, von Benzou auf den Antillen, von Wenck in Surinam, von Mougéot in Guiana von Mandon in Bolivia, Neu-Granada und Neu-Caledonien, von Gay in Chili, von Oersted in Costa Rica, von Liebman in Mexiko gefunden worden. Dass sie auch ausserhalb Amerikas vorkommt, zeigt ein von Spence auf St. Helena gesammeltes Exemplar, welches im Herbarium zu Kew sich befindet. Dasselbe weist übrigens, wie ich aus eigener Anschauung bezeugen kann, äusserlich nicht die geringste Verschiedenheit von der westindischen *Cora* auf.

#### B. *Rhipidonema*, *Dictyonema* und *Laudatea*.

Als flechtenartige Organismen sind diese Pflanzen erst durch Bornet<sup>2)</sup> erkannt worden, welcher die blaugrünen *Scytonema*-Fäden mit ihrer eigenartigen Umstrickung farbloser Zellen zum ersten Male richtig als Gonidien deutete. Frühere Autoren setzten diese Formen einfach unter die Algen und betrachteten sie entweder als blosse Arten von *Scytonema* (so Rabenhorst in der *Flora europaea algarum*<sup>3)</sup>) oder *Sirosiphon* oder erhoben sie zu besonderen Gattungen, die sie als *Dictyonema*, *Dichonema*, *Rhizonema* bezeichneten. Die farblosen, zelligen Scheiden der Algenfäden waren ihnen dabei eben so wenig entgangen, wie die getrennt verlaufenden Hyphen, welche ein constantes Vorkommniss in dem Thallus sind; aber selbst Kützinger<sup>4)</sup>, welcher ein Stück des Thallus von *Dictyonema membr*

1) p. 113.

2) l. c.

3) Sectio II, p. 264.

4) *Tabulae phycologicae*, vol. II, tab 40, fig. 5.

naceum ziemlich richtig abbildete, kam nicht auf den Gedanken, dass er es mit Pilzhyphen zu thun habe.

Ueber die Hymenien ist mir ausser Mattiolo's Angaben über *Rhipidonema ligulatum* keinerlei Erwähnung in der Litteratur bekannt, obwohl die Bezeichnungen einer hierher gehörigen Form bei Swartz<sup>1)</sup> und Fries<sup>2)</sup> als *Telephora sericea* und *Cora sericea* es wahrscheinlich machen, dass diese Autoren Hymenien an ihren Exemplaren gesehen haben. Auch befinden sich im Herbarium zu Kew reichlich fructificirende Specimina einer als *Dichonema sericeum* bezeichneten Flechte, welche als anomale Species vorläufig mit *Cora* zusammen placirt sind.

Was die Specieskunde und die Nomenclatur betrifft, so konnte ich darüber Folgendes ermitteln. Die Gattung *Rhipidonema* Matt. ist ganz neuen Ursprungs (1881), sie enthält die von Krempelhuber im Jahre 1875 beschriebene *Cora ligulata*.

*Dictyonema* Ag. enthält zunächst *D. membranaceum* Ag., von welchem mir leider keine Originalexemplare zur Verfügung standen. Dagegen habe ich ermitteln können, dass das von Rabenhorst in den „Algen Europas“ publicirte *Dictyonema membranaceum* Ag. var. *Guadeloupense* Rab. mit meiner *Laudatea caespitosa* identisch ist.<sup>3)</sup> Wie sich ferner *Dictyonema sericeum* Mout. zu *D. membranaceum* Ag. verhält, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben, obwohl mir aus der Angabe der Dimensionsverhältnisse der letzteren Pflanze in Kützing's „Species algarum“<sup>4)</sup> hervorzugehen scheint, dass sie mit dem *Dictyonema sericeum*, wie es in vorliegender Arbeit geschildert wurde, nicht zusammenfällt. Dass meine Pflanze aber in der That das *Dictyonema sericeum* Mont. ist, konnte ich durch Vergleich mit den in Kew vertretenen Exemplaren der letzteren Art, welche daselbst die synonyme Bezeichnung *Dichonema sericeum* Fr. führt, mit hinreichender Sicherheit feststellen. Die Gattung *Dichonema* Nees ist, wie auch Bornet annimmt, zweifellos synonym mit *Dic-*

1) l. c.

2) *Novae symbolae mycologicae*.

3) Ich verdanke diese Ermittelung der Gefälligkeit des bekannten Algen-Floristen, Herrn Präsident Dr. E. Zeller zu Stuttgart, welcher mir ein Rabenhorst'sches Original der genannten Flechte freundlichst zur Verfügung stellte.

4) p. 321.

tyonema Ag. Dictyonema sericeum Mont. ist auch = Telephora sericea Sw.

Dass Bornet die rasenförmige *Laudatea caespitosa* mit dem lamellös entwickelten *Dictyonema sericeum* vereinigt, wurde schon oben hervorgehoben. Zu erwähnen ist ferner, dass ein in England vorkommender Vertreter von *Dictyonema* oder *Laudatea* (?) unter zwei verschiedenen Namen beschrieben worden ist. Es giebt nämlich Kützing<sup>1)</sup> an, dass ihm von Ralfs unter dem Namen *Calothrix interrupta* eine Alge aus Nord-Wales mitgetheilt worden sei, die mit seinem *Dictyonema membranaceum* Ag. vollkommen identisch sei, und Bornet<sup>2)</sup> erwähnt, dass das *Rhizonema interruptum* Thw. aus England = *Dictyonema sericeum* Mont. von der Insel Bourbon sei.<sup>3)</sup> In allerjüngster Zeit beschrieb endlich J. Müller<sup>4)</sup> eine neue Species von *Dictyonema* aus Neu-Hannover, welche ganz unzweifelhaft in die Gattung *Laudatea* hineingehört. Ja, die Species-Charakteristik der Pflanze bei Müller stimmt so vollständig mit *Laudatea caespitosa* überein, dass beide Arten wahrscheinlich zusammenfallen. Da mir aber leider keine Exemplare jenes *Dictyonema laxum* Müll. Arg. zur Verfügung standen, habe ich mit Rücksicht auf die weite Entfernung des Vaterlandes dieser Pflanze von Dominica es nicht gewagt, meine Pflanze mit jener zu identificiren. Ohnedies dürfte auch der Trivialname *laxum* nur in der Gattung *Dictyonema* zur Unterscheidung von anderen Arten der Gattung einen guten Sinn haben.

Wir nehmen also ausser *Cora* noch drei Gattungen an, deren Unterschiede von *Cora* und untereinander wir schon im II. Abschnitt präcisirt haben: *Rhipidonema* Matt., *Dictyonema* Ag. und *Laudatea* nobis. Ob die erstgenannten beiden Gattungen nicht vielleicht vereinigt werden können, wird sich erst entscheiden lassen, wenn die Struktur des Hymeniums von *Rhipidonema* besser ermittelt sein wird. Vor der Hand enthalten die drei Gattungen folgende Species.

*Rhipidonema ligulatum* Matt. (= *Cora ligulata* Kr.). Das

1) *Tabulae phycologicae*, vol. II, p. 12.

2) l. c., Anmerkung.

3) Herr Dr. Bornet hatte auch die Gefälligkeit, mich auf das Synonym *Sirosiphon scytonematoïdes* Wood. für *Laudatea caesp.* aufmerksam zu machen.

4) l. c.

Vaterland dieser Pflanze ist die Insel Borneo, wo sie von Beccari gesammelt wurde.

*Dictyonema membranaceum* Ag. Diese Pflanze ist von Gaudichaud auf den Marianen und wohl auch anderwärts von anderen Reisenden gefunden worden. (Sie ist möglicherweise identisch mit der folgenden Art.)

*Dictyonema sericeum* Mont. (= *Dichonema sericeum* Fr.). Diese Species wächst auf Bourbon (nach Bornet, l. c.), auf der Insel Neu-Hannover, wo sie neuerdings Naumann<sup>1)</sup> fand, und auf Dominica, wo ich sie in diesem Jahre sammelte.

*Laudatea caespitosa* mihi (= *Dictyonema membranaceum* Ag. var. *Guadelupense* Rab. = *Sirosiphon scytonematoides* Wood. und vermuthlich auch = *Dictyonema laxum* Müll. Arg.). Als Vaterland dieser Flechte sind bisher die kleinen Antillen Guadeloupe<sup>2)</sup> und Dominica, ferner die Insel Neu-Hannover<sup>3)</sup> und die Marianen<sup>4)</sup> bekannt.

Ob das *Rhizonema interruptum* Thw. (= *Calothrix interrupta* Ralfs) der Gattung *Laudatea* oder *Dictyonema* angehört, bleibt abzuwarten. Da diese Flechte in England wächst, würde im Falle des Nachweises ihrer Zugehörigkeit zu den Hymenolichenen der Verbreitungskreis dieser neuen Pflanzengruppe sich auch auf die nördliche gemässigte Zone erstrecken.

Auf die vier Gattungen *Cora*, *Rhipidonema*, *Dictyonema* und *Laudatea* beschränken sich gegenwärtig unsere Kenntnisse von den Basidiomyceten-Flechten. Noch ist der Formenkreis dieser neuen Gruppe ein sehr geringer, aber mit Zuversicht steht zu hoffen, dass er sich bald erweitern und eine grössere Anzahl von Gattungen und Arten umfassen wird.

Bonn, im November 1883.

---

1) l. c. Nach Naumann soll die Flechte auf Neu-Hannover sehr gemein sein. Auf Dominica gehört sie zu den grössten Seltenheiten.

2) Nach Rabenhorst, Algen Europas.

3) Nach J. Müller, l. c.

4) Nach Kützing, l. c.

---



## Figuren-Erklärung.

## Tafel XVII.

## Habitusbilder in natürlicher Grösse.

(Die Figuren 1—3 hat mir mein Freund, Herr Dr. H. Schenck in Bonn auf meine Bitte freundlichst angefertigt.)

Fig. 1. *Cora pavonia*. Thallusgruppe,

Fig. 2. Desgl. Zwei über einander sitzende Lappen, der obere zurückgeschlagen, um das spongiöse Haftpolster zu zeigen.

Fig. 3. Desgl. Stück eines fructificirenden Thallus von unten. Anordnung der Hymenien.

Fig. 4. *Dictyonema sericeum*. Thallus, an einem Baumzweig befestigt.

Fig. 5. *Laudatea caespitosa*. Fructificirender Thallus auf Borke. Die hellen Spitzen des Rasens sind der Uebersichtlichkeit halber nicht angedeutet. Die Hymenien auf den Schattenseiten der Substrathöcker.

## Tafel XVIII.

*Cora pavonia*.

Fig. 6. Querschnitt durch einen fructificirenden Thallus. Vergr. 160.

- a. stratum superius.
- b. - gonidiale.
- c. - inferius.
- d. - subhymeniale.
- e. - hymeniale.

Fig. 7. Ein oberflächlicher Ast des stratum inferius mit knorrigen Auszweigungen. Vergr. 650.

Fig. 8. Querschnitt durch eine grössere Parthie eines fructificirenden Thallus. Die reproductive Schicht aus Papillen aufgebaut. Vergr. 50.

Fig. 8a. Einzelne Papille, in jugendlichem Zustand. Vergr. 50.

Fig. 9. Querschnitt durch die Randparthie des Thallus, die Struktur der Einrollung zeigend. Vergr. 50.

Fig. 10. Eine der verzweigten Hyphen, aus welchen die Fruchtpapillen bestehen. Vergr. 180.

Fig. 11. Basidien mit Sterigmen und jungen Sporen. a—g aufeinanderfolgende Zustände. Vergr. 1000.

Fig. 12. Reife Sporen. Vergr. 650.

Fig. 13. Eigenthümlich gestaltete Paraphysen. Vergr. 1000.

## Tafel XIX.

Fig. 14—16. *Cora pavonia*.

Fig. 14. Hyphen-Umstrickung der Gonidien. Die letzteren der Deutlichkeit halber weggelassen. Vergr. 1000.

Fig. 15. Fusionsbild aus einem jungen Haftkörper. Vergr. 320.

Fig. 16. Fusionsbild aus der subhymenialen Schicht. Vergr. 1200.

Fig. 17—21. *Dictyonema sericeum*.

Fig. 17. Flächenansicht des Thallus am wachsenden Rande, von oben. Vergr. 160.

Fig. 18. Querschnitt durch den reproductiven Theil. Subhymeniale Schicht und Hymenium. Vergr. 320.

Fig. 19. Vier Gonidienfäden, deren Pilzumstrickungen Anastomosen bilden. Vergr. 400.

Fig. 20. Fusion freier Thallushyphen. Vergr. 400.

Fig. 21. Fusionsbild aus dem jugendlichen Haftkörper. Vergr. 320.

## Tafel XX.

*Laudatea caespitosa*.

Fig. 22. Querschnitt durch einen jugendlichen Thallus, der auf einem Marcgrafia-Blatt erwachsen ist. Vergr. 160.

Fig. 23. Stück eines Gonidienfadens mit seiner Umstrickung von Pilzhypen. Vergr. 650. (Die Heterocystenzelle ist in der Figur ein wenig zu hoch ausgefallen.)

Fig. 24 u. 25. Optische Durchschnitte durch Gonidienfäden. Die Pilzumstrickung weist 8 oder 9 Hyphen im Umkreis auf. Vergr. 650 u. 1000.

Fig. 26. Umstrickung eines Gonidienfadens. Die Gonidien selbst fortgelassen. Vergr. 650.

Fig. 27. Verzweigung eines Gonidienfadens. Falsche Astbildung der Alge, Verhalten des Pilzes. Vergr. 1000.

Fig. 28. Beginnende Umspinnung des Scytonema-Fadens durch die in die Schleimhülle eingedrungenen Pilzhypen. Vergr. 400.

## Taf. XXI.

Fig. 29—34. *Laudatea caespitosa*.

Fig. 29. Gonidienloses Mycel, welches sich auf der dunklen Hinterseite eines Borkenstückes ausgebreitet hat, während der damit zusammenhängende, grüne Flechtenthallus auf der Lichtseite sich befindet. Bei x Hyphenäste, welche sich aus der Ebene des Mycels erhoben haben und die subhymeniale Schicht aufbauen. Vergr. 140.

Fig. 30. Querschnitt durch einen fructificirenden Thallus. Man bemerkt eine in das Innere der subhymenialen Schicht eingeschlossene Zone von Detritus. V. 160.

Fig. 31. Stück aus der subhymenialen Schicht mit Hymenium. Vergr. 560.

Fig. 32. Beginn der Fructification durch Auswachsen der Zellen der Gonidienumstrickung. Vergr. 200.

Fig. 33. Basidien mit Sterigmen und jugendlichen Sporen. a—f auf einanderfolgende Zustände. Vergr. 1000.

Fig. 34. Reife Sporen. Vergr. 650.

Fig. 35—39. *Coenogonium*.

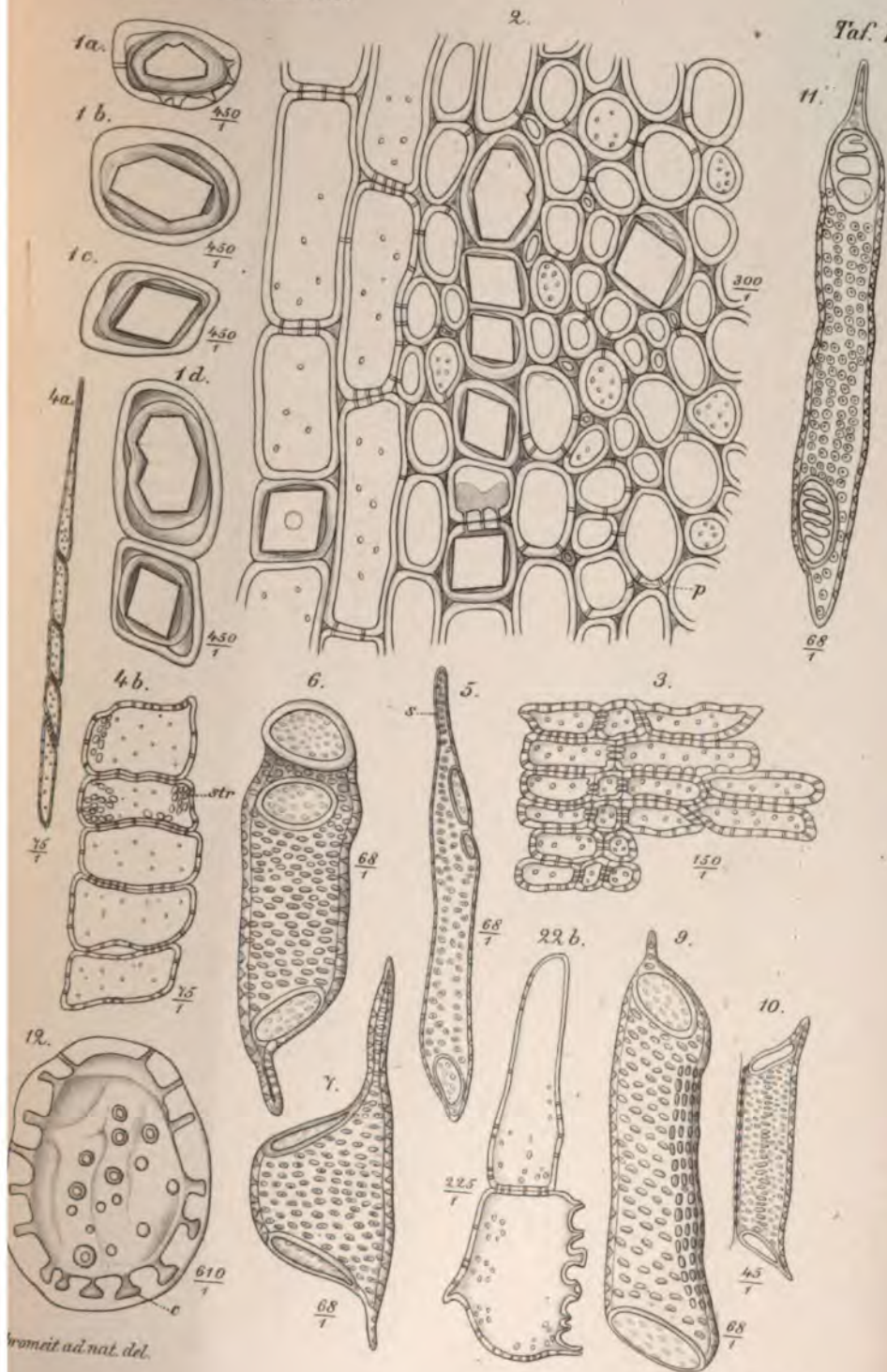
(Zum Vergleich mit den Gonidien der vorhergehenden Gattung.)

Fig. 35—38. Species aus Dominica.

Fig. 37. Bei x ein junges Apothecium.

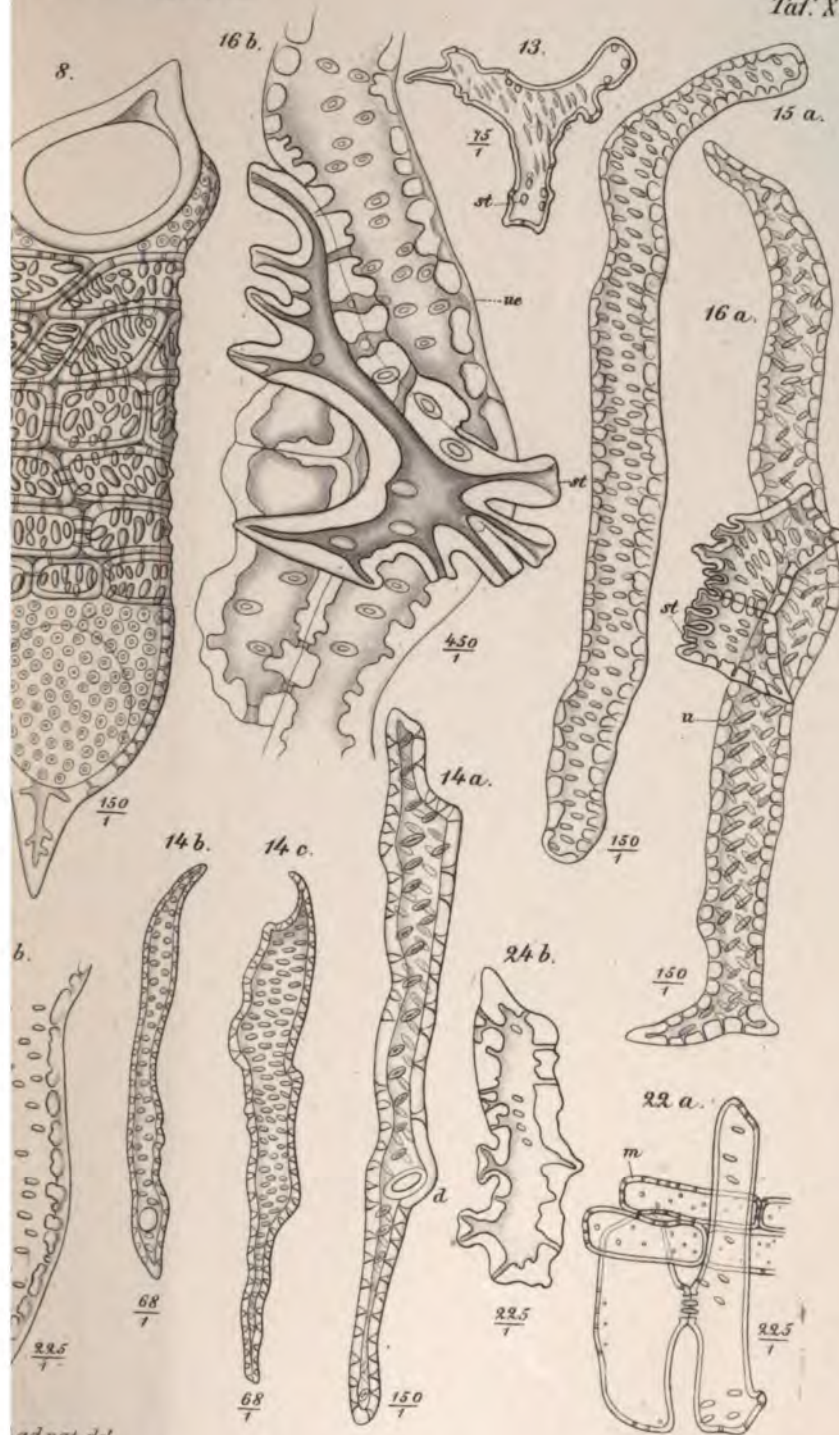
Fig. 39. Species aus Trinidad.







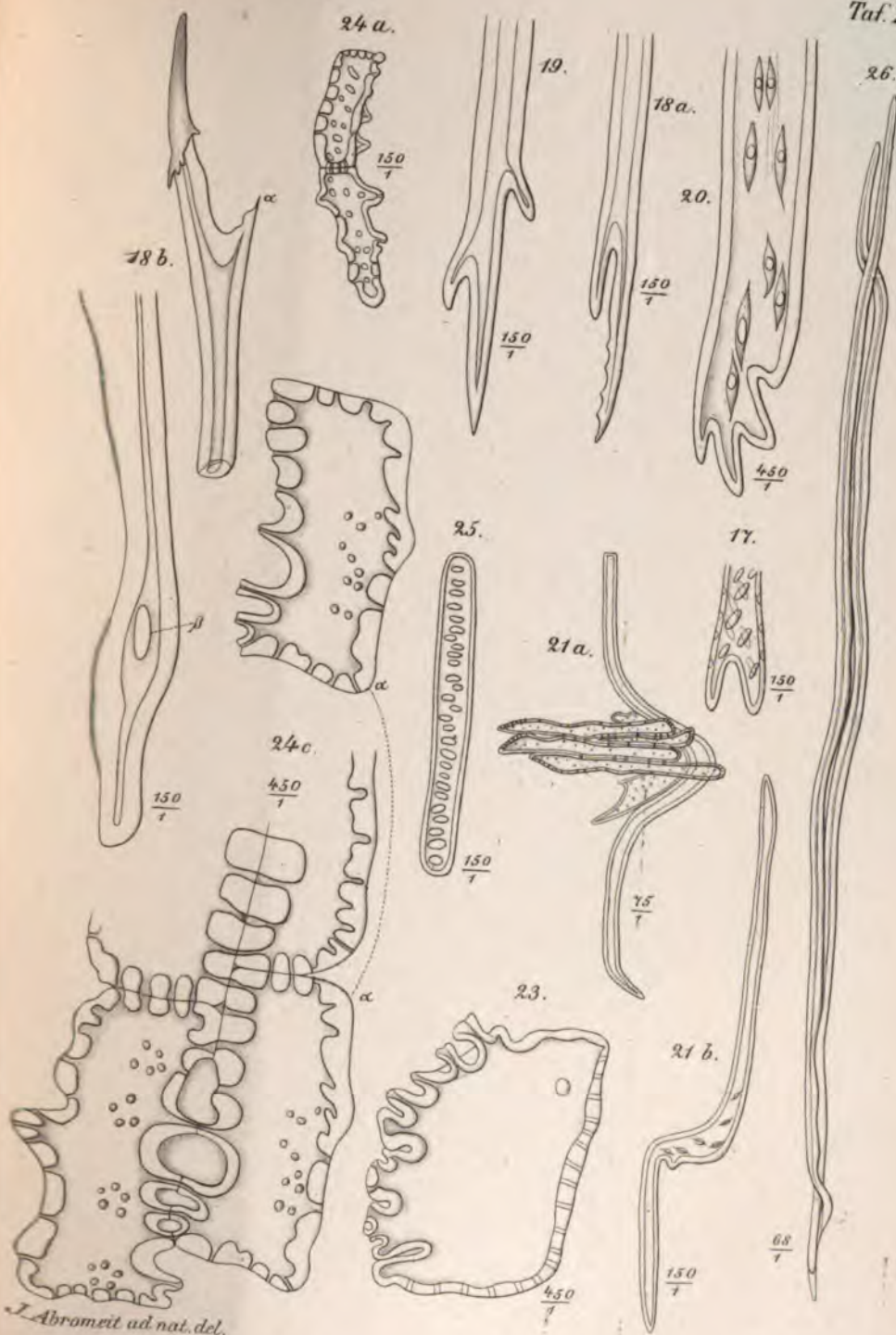




ad nat. del.

C. Laue lith.







28.

a

h

g

M

st

G

m

G'

Gt

Mg

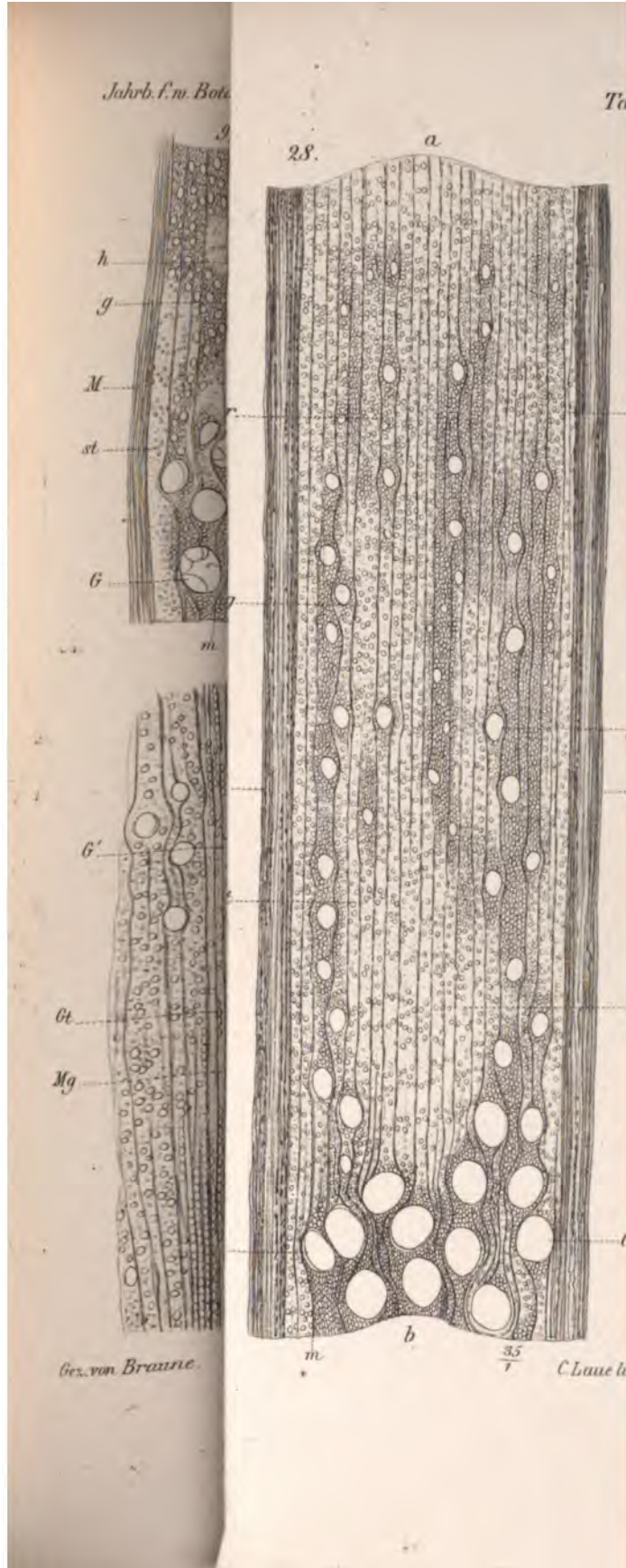
b

m

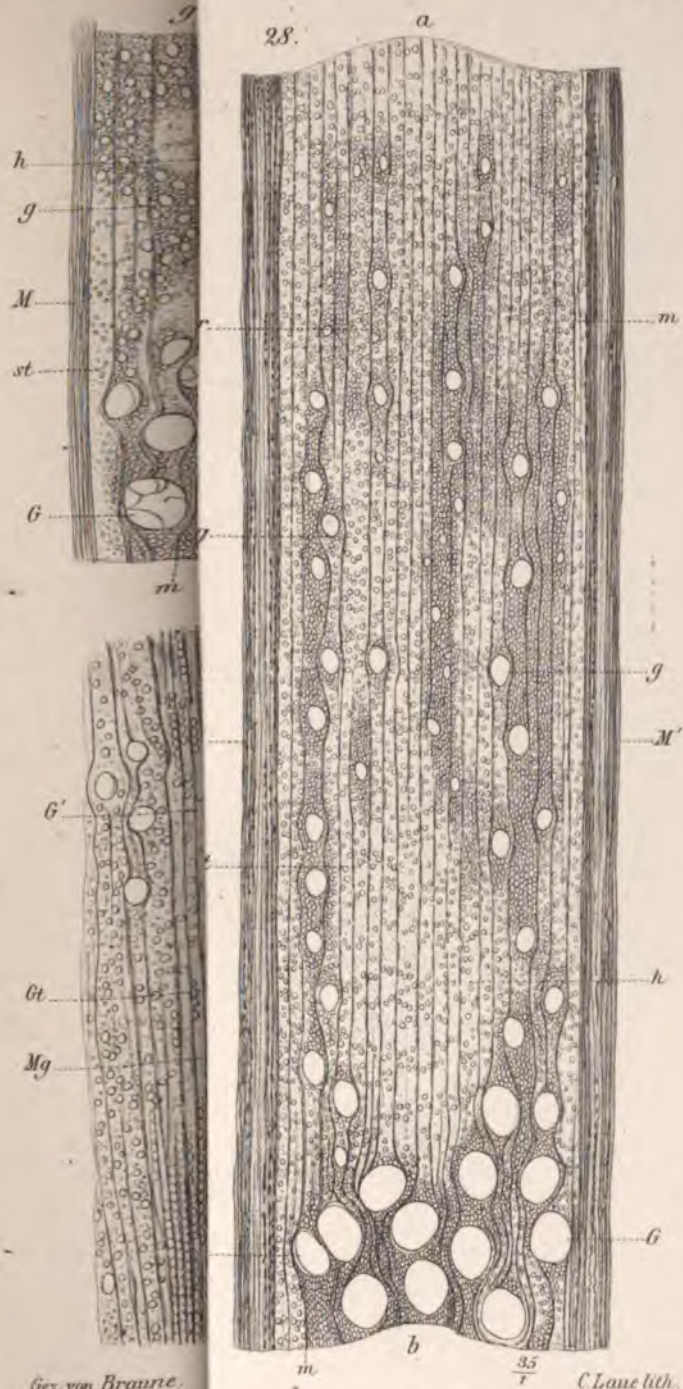
$\frac{35}{1}$

Gez. von Braune.

C. Laue li







Gez. von Braune.

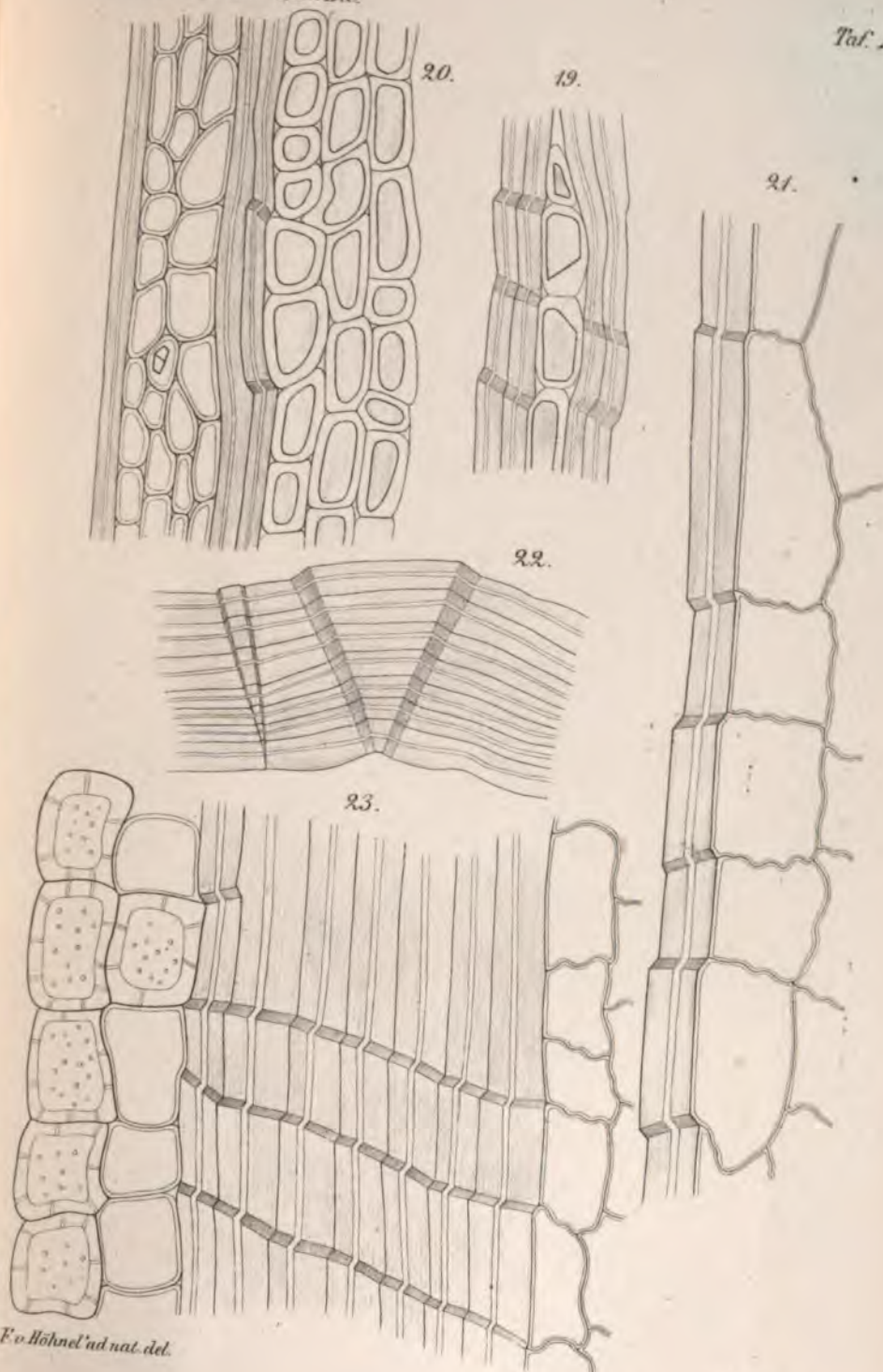
C. Lane lith.









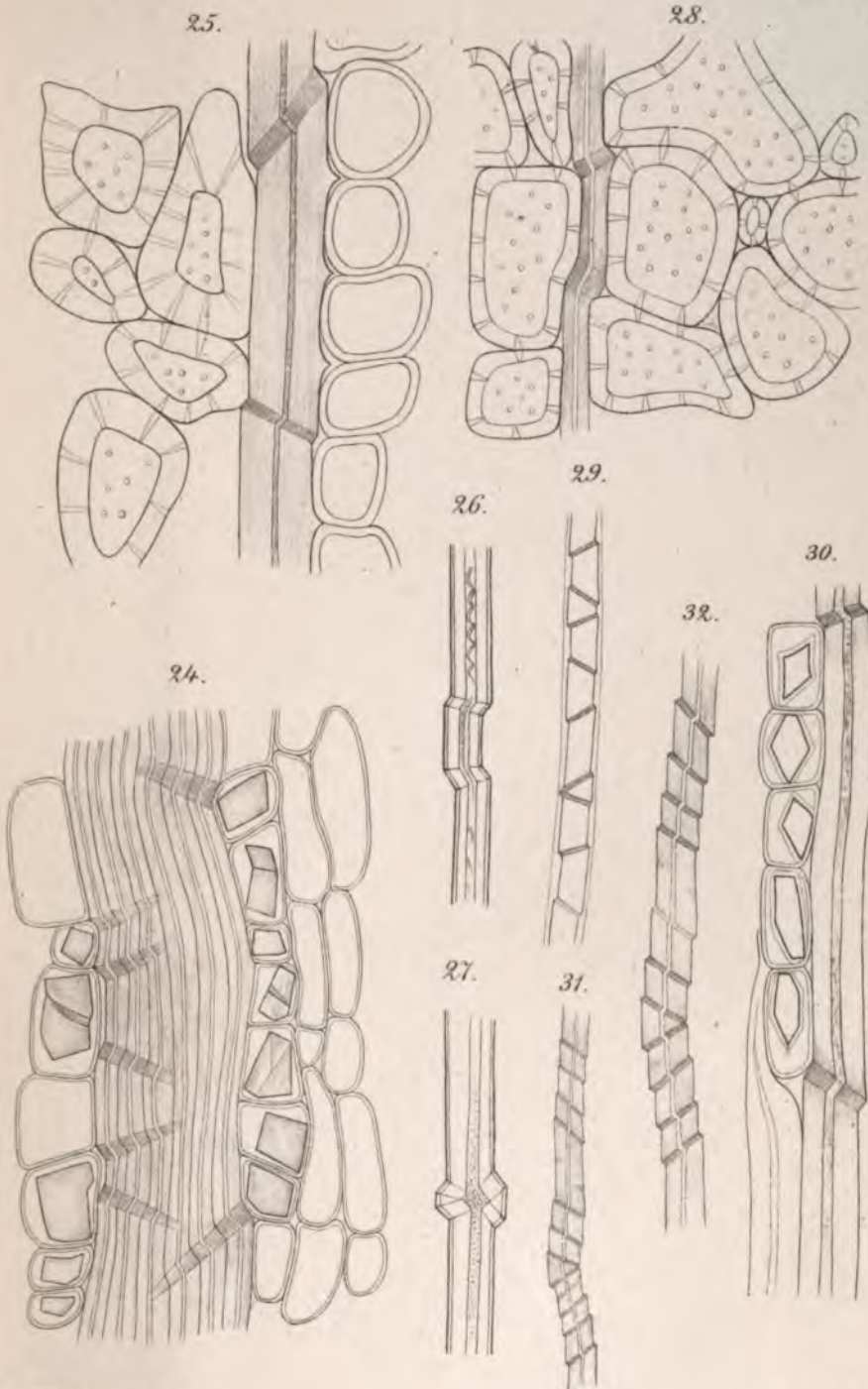


*F. v. Höhnelt ad nat. del.*

*C. Lous lith.*









*Fig. 1.*



*Fig. 2.*

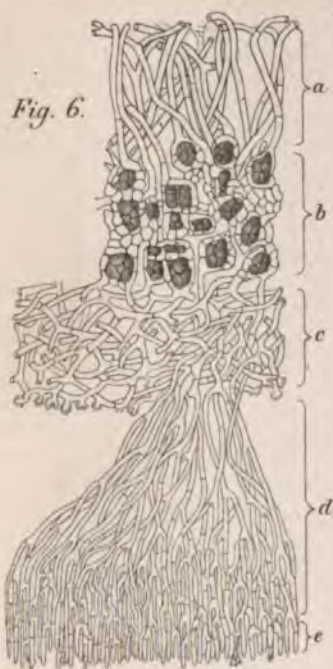




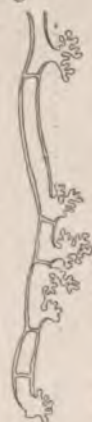
*Jahrb.*

*H. Schenk.*

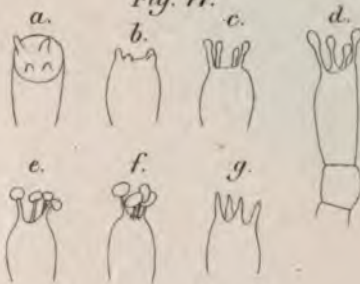




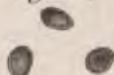
*Fig. 7.*



*Fig. 11.*



*Fig. 12.*



*Fig. 13.*



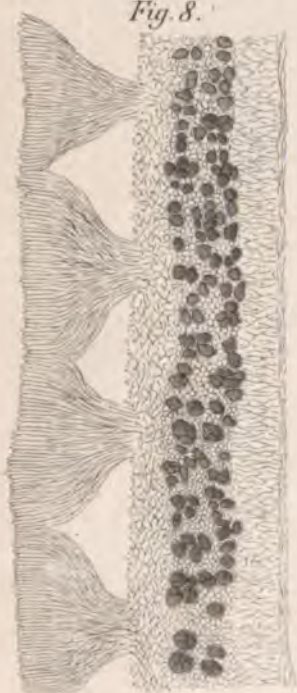
*Fig. 9.*



*Fig. 10.*



*Fig. 8.*



*Fig. 8<sup>a</sup>.*







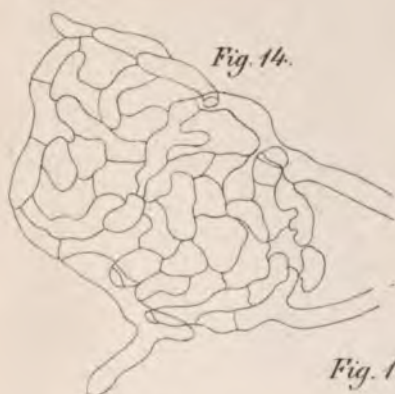


Fig. 14.



Fig. 17.

Fig. 16.



Fig. 15.



Fig. 20.

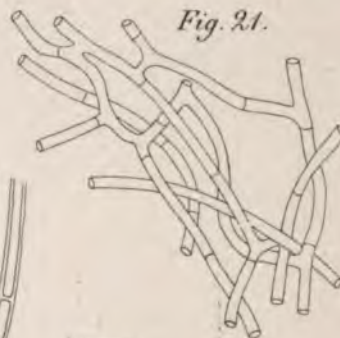


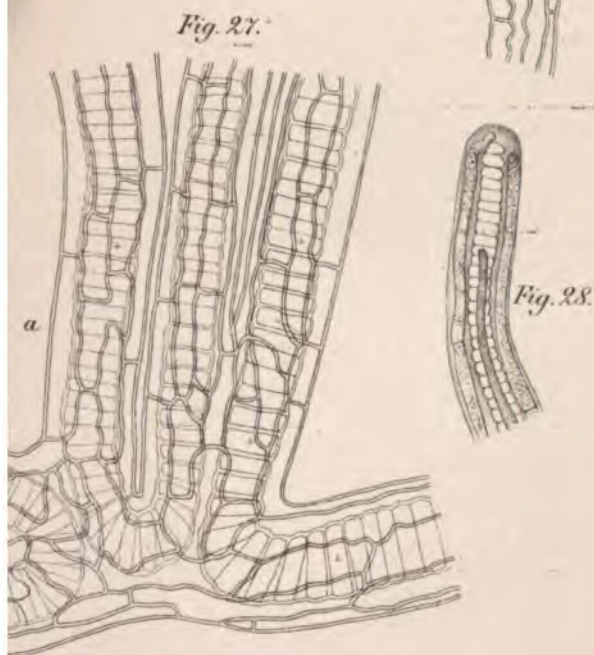
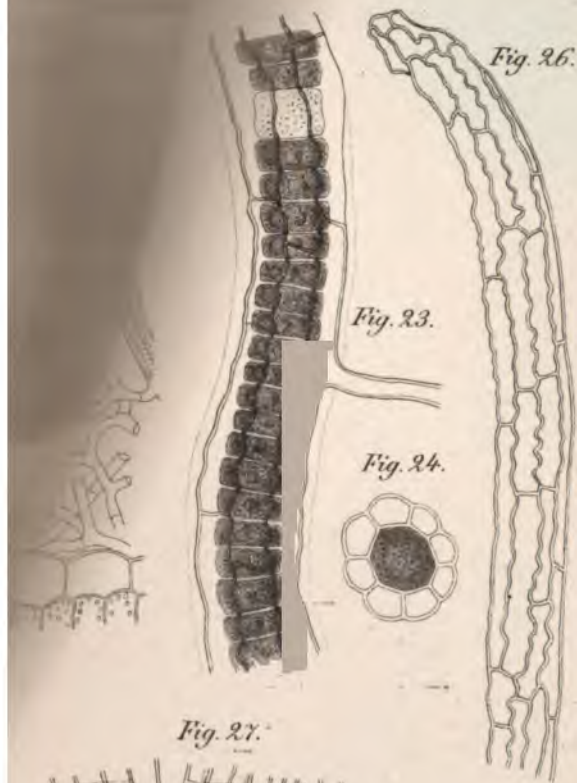
Fig. 21.



Fig. 18.



Fig. 19.



*Fig. 29.*



*Fig. 31.*



*Fig. 35.*



*Fig. 30.*



*Fig. 32.*



*Fig. 38.*

*Fig. 34.*



*Fig. 36.*



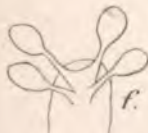
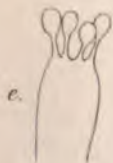
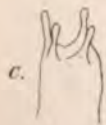
*Fig. 37.*



*Fig. 39.*



*Fig. 33.*







## Untersuchungen über die Epidermis der Blütenblätter.

Von

G. H. Hiller.

Hierzu Tafel XXII und XXIII.

So oft auch die Oberhaut der Pflanzen der Gegenstand eingehender wissenschaftlicher Untersuchungen geworden ist, so mannigfaltig auch die Anschauungen waren, welche über sie geltend gemacht worden sind, immer hat man bei diesen Arbeiten fast einzig und allein Rücksicht genommen auf die Epidermis der grünen Blattorgane, der Stengel und der Wurzeln. Specielle Untersuchungen über die Epidermis der Blütenblätter dagegen fehlen uns vollständig, und nur spärlich, hier und da zerstreut, findet man kurze Angaben über die Struktur ihrer Zellen.

Dies ist um so mehr zu verwundern, als ja schon von vornherein in Folge der besonderen Lebensweise und Funktionen der Kronenblätter sich auf eigenthümliche Strukturverhältnisse schliessen liess und da ferner die bisher über sie bekannt gewordenen Einzelheiten uns schon einen Fingerzeig geben konnten, dass sich noch vieles Interessante über sie beobachten lassen werde.

Von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Prof. Dr. Schenk auf dieses Kapitel aufmerksam gemacht, habe ich mich mit der Untersuchung von Epidermen der Blütenblätter aus den verschiedensten Familien beschäftigt und werde ich in der nun folgenden Darstellung die Resultate meiner Untersuchungen darzulegen versuchen.

Die erste Forderung lautet: "Wir sind nicht zu über-  
zeugt, dass die Forderung nicht nur ein allgemeines  
in der Forderung der Forderung ist. In diesem  
Fall ist es ein sehr wichtiger Zusammenhang des  
Forderung. A. Forderung. Forderung. Forderung und in  
einer im Forderung. In Forderung. Forderung. In Forderung  
ist das I. Forderung. A. Forderung. Forderung. Forderung  
Forderung. In Forderung. In Forderung. In Forderung.

1. The first of these is the fact that the  
 2. the second is the fact that the  
 3. the third is the fact that the  
 4. the fourth is the fact that the  
 5. the fifth is the fact that the  
 6. the sixth is the fact that the  
 7. the seventh is the fact that the  
 8. the eighth is the fact that the  
 9. the ninth is the fact that the  
 10. the tenth is the fact that the

Die pflanzliche Substanz, die in der Natur vorkommt, ist in der Regel in der Form von Kristallen oder in der Form von Flüssigkeiten vorzufinden. Die Kristalle sind in der Regel in der Form von Rhomboedern oder in der Form von Prismen vorzufinden. Die Flüssigkeiten sind in der Regel in der Form von Ölen oder in der Form von Säuren vorzufinden. Die Kristalle sind in der Regel in der Form von Rhomboedern oder in der Form von Prismen vorzufinden. Die Flüssigkeiten sind in der Regel in der Form von Ölen oder in der Form von Säuren vorzufinden.

Die gerippten Epidermiszellen finden sich bei den Blütenblättern der verschiedenartigsten Familien bald stärker bald weniger stark ausgeprägt. Im Gegensatz zu der Annahme Cohn's kommt es auf die Färbung der betreffenden Blüten gar nicht an („Zur Lehre vom Wachsthum der Pflanzenzelle“ p. 533). Er sagt daselbst: „Auf fallend ist es, dass die rippenartigen Fortsätze bisher noch nicht an Blumen mit intensiv entwickelten Farbstoffen, namentlich gelben, sondern blos an weissen oder blassroth und blau gefärbten beobachtet worden sind. Vielleicht ist dies nicht Zufall und steht damit im Zusammenhange, dass jene blassen Farben, wie bekannt, von einer höheren Entwicklung des schwammförmigen Diachyms und der in ihm enthaltenen Luft herrühren.“

Zur Widerlegung dieser Annahme brauche ich nur auf

Oenothera	}	mit gelben
Lysimachia punctata		
Hypericum		
Linum flavum		
viele Potentillen etc.		
und		
Pelargonium	}	mit den dunkelroth gefärbten
Geranium phaeum		
Potentilla atrosanguinea etc.		
Blüthen hinzuweisen.		

Die Wellung und Rippung ist bei den einzelnen Pflanzen sehr verschieden; wir haben bei ersteren Uebergänge von leicht geschlängelten oder zickzackartig gebrochenen, bis zu tief sternförmig oder unregelmässig gebuchteten Wänden, bei letzteren Variationen zwischen kleineren, knopfförmigen Gebilden und grossen geraden oder am oberen Ende gebogenen, massiven oder hohlen Balken. Und wohl nirgends können diese Zellformen so stark ausgeprägt sein, als gerade bei den Blütenblättern, wo sie besonders an zartgebauten Blumen und zwar erstere sowohl bei den Monocotylen als Dicotylen, letztere hauptsächlich nur bei den Dicotylen vorkommen. Eine Ausnahme hiervon bilden die beiden Liliaceen: *Erythronium dens canis* und *Sisyrinchium anceps*, von denen *Erythronium* beiderseits, *Sisyrinchium* nur auf der unteren Seite des Kronenblattes gerippte Epidermiszellen zeigt.



Der Grad der Wellung, sowie der Grad der Rippung können an denselben Theilen ein und derselben Species je nach der Stelle, von wo die Epidermis genommen war, ganz bedeutend wechseln. So sind z. B. die Zellen am Grunde des Blattes fast stets ganz geradwandig und werden erst nach oben zu wellig gebogen oder gerippt. Ferner sind sie auch oft über den Nerven und Fibrovasalbündeln geradwandig und in die Länge gestreckt, während sie auf den zwischenliegenden Stellen gebogen und isodiametrisch sein können. Ausserdem zeigt ziemlich häufig die Ober- und Unterseite des Blattes einen verschiedenen Bau ihrer Epidermiszellen; so findet man auf der Unterseite häufig stark gewellte oder gerippte Zellen, während die der Oberseite diese Bildung in geringerem Maasse oder auch gar nicht besitzen. Ueberhaupt muss hinzugefügt werden, dass die Unterseite stets eine stärkere Tendenz zur Wellung und Rippung zeigt als die Oberseite. Ebenso kommen auch bei verschieden gebauten Blattorganen zygomorphen Blüten sehr wechselnde Zellformen vor. Ich will hier nur den Bau der Oberhaut der Papilionaceenblüthen als Beispiel anführen.

Dass der Grad der Wellung an gleichnamigen Theilen einer und derselben Art je nach der Anpassung an verschiedene Medien wechseln kann, habe ich nie beobachten können und wenn de Bary (Hofmeister's Handbuch der physiologischen Bot., Bd. III, p. 33) sagt: „Schon Meyen deutet dieses (auch in anderen Beziehungen weiter zu verfolgende) Verhältniss, freilich etwas unbestimmt, für „eine grosse Menge Gentiana-Arten“ an, bei welchen er die Zellen um so wellenförmiger fand, „je feuchter die Region der Atmosphäre war, in der die Pflanze gewachsen war“, so glaube ich, dass die von ihm constatirten Unterschiede in der Zellform darauf zurückzuführen sind, dass Meyen nur getrocknetes Material untersuchte, wo es sich natürlich gar nicht genau bestimmen liess, ob er Blüten von gleicher Entwicklungsstufe mit einander verglich. Da nun aber die Wellungen und Faltungen erst ziemlich spät, kurz vor der Entfaltung der Blumenkrone oder auch noch nach derselben sich zu ihrer typischen Form ausbilden, so ist es leicht erklärlich, dass er verschiedene Entwicklungszustände vor sich hatte, diese aber von wechselndem Grad der Wellung fand und diese Thatsache mit der Anpassung an verschiedene Standorte in Verbindung brachte:



Wäre Meyen's Ansicht eine richtige, so müssten doch wohl auch die typischen Sumpf- und Wasserpflanzen die am stärksten undulirten Zellwände zeigen. Man findet aber gerade das Gegentheil, die meisten wasserbewohnenden Pflanzen zeigen geradwandige oder nur gering gewellte Epidermiszellen. Ich erinnere zur Bekräftigung meiner Behauptung an die Nymphaeaceen (*Nymphaea alba*, *coerulea*, *rubra* und *Nuphar lutea*) und Alismaceen (*Butomus umbellatus* und *Sagittaria sagittifolia*).

Der Ansicht Meyen's scheint ferner auch die verschiedene Form der Oberhautzellen an derselben Pflanze und demselben Blatte zu widersprechen. Ich meine damit besonders den verschiedenen Grad der Wellung auf der Ober- und Unterseite desselben.

Die Wellungen und Rippungen erstrecken sich meist gleichmässig über die ganze Höhe der Seitenwand. Seltener treten die Fälle auf, wo die Zellen in wechselnder Höhe der Wand verschieden stark gewellt oder gerippt sind. Dies findet sich z. B. bei *Crocus sativus*, *Ardisia crispa*, *Tropaeolum majus* und anderen, ist aber nie so regelmässig ausgebildet wie bei vielen Grasepidermen, bei denen der unterste Theil der Wand fast ganz gerade ist und die Wellung nach aussen zu immer stärker wird. Hier wechselt es in den einzelnen Zellen, so dass bald der äussere, bald der innere Theil der Radialwand die bedeutendere Wellung zeigt.

Bei gerippten Zellen kommt es manchmal vor, dass die Rippung sich auch auf der nach dem Innern des Blattes zu liegenden Wand fortsetzt, wodurch eine Einschnürung gebildet wird, die in der Fläche gesehen eine, je zwei Rippen verbindende zarte Querlinie darstellt. Im Durchschnitt zeigt sich dann die Innenwand der Epidermiszelle bogig ausgezackt. Beispiele hierzu bieten uns:

*Oenothera biennis*, *Cerastium grandiflorum* (Taf. XXII, Fig. 4), *Linum grandiflorum*, *Colchicum byzanthicum* und viele Papaveraceen.

Die Aussen- und Innenseite der Oberhautzellen sind eben oder in verschiedenem Grade convex. Letzteres entweder in der ganzen Ausdehnung der Zelle oder über einer einzigen oder mehreren scharf umgrenzten Stellen.

Die Innenseite ist meist flachconvex und zwar gewöhnlich über der ganzen Ausdehnung der Zelle. Selten treten mehrere Ausbuch-

Zellen sind stärker verdickt und spitzen sich von ihnen abgewandt wieder zu. Die Grösse der betreffenden Gebilde ist sehr verschieden; oft sind sie ganz klein und schmal, oft so bedeutend, dass sie die normal gebauten Zellen weit übertreffen können. Die Cuticula zieht sich stets unversehrt über diese Stellen hin und man kann oft die Streifung derselben sehr schön verfolgen.

Ich habe diese Zellbildungen gefunden bei:

*Lathyrus heterophyllus* (Taf. XXIII, Fig. 5),

*Hesperis matronalis*,

*Zinnia elegans*,

*Indigophora Dosua*,

*Trodylium apulum*,

*Veronica incana* (Taf. XXIII, Fig. 6), *crassifolia*, *gentianoides*, *prostrata*,

*Hieracium pulmonarioides*,

*Cochlearia officinalis*,

*Cerastium grandiflorum* und

*Fritillaria Meleagris*.

Behandelt man ein solches Object mit Jod und Schwefelsäure, so färben sich die betreffenden Stellen intensiv dunkelbraun, während die regelmässigen Zellen von hellerer Farbe bleiben. Es zeigt sich also, dass hier eine bedeutende Cuticularbildung vor sich gegangen ist.

Greifen wir nun aus der oben angeführten Zahl von Beispielen *Lathyrus heterophyllus* heraus, um auf das Verhältniss etwas näher einzugehen und vollständige Klarheit darüber zu erlangen.

Die Epidermis der Unterseite dieser Blüthe, an welcher jene Bildungen auftreten, ist aus unregelmässig gewellten, stellenweise mit kleinen Rippen versehenen Zellen zusammengesetzt, zwischen denen zahlreiche normal entwickelte Spaltöffnungen liegen. Eine ziemliche Anzahl derselben ist aber rudimentär ausgebildet. Unter diesen beobachtet man z. B. solche, wo zwar beide Schliesszellen zur Entwicklung gekommen, aber entweder nur die eine, manchmal auch alle beide unvollständig ausgebildet sind, so dass sie nicht die den Schliesszellen gewöhnlich eigene halbmondförmige Form, sondern eine an der convexen Seite ausgezackte Gestalt haben. Daneben finden sich solche mit nur noch einer Schliesszelle, die ihrerseits



wieder rudimentär sein kann, während an Stelle der anderen die oben beschriebene Zellform getreten ist, wie auch solche, bei denen sich keine Spur von Schliesszellen oder von einer Aehnlichkeit mit Spaltöffnungen constatiren lässt, die vollständig die Gestalt der erwähnten Gebilde zeigen.

Aus allen diesen Uebergängen ist wohl klar ersichtlich, dass man es hierbei mit rudimentären oder in ihrer Bildung fehlgeschlagenen Spaltöffnungen zu thun hat, die aus irgend einem Grunde an ihrer Weiterentwicklung verhindert wurden und deren Ueberbleibsel die durch ihren Untergang entstandene Lücke ausfüllen und dann die manchmal auftretende braune Färbung bedingen.

Es ist gewiss von hohem Interesse, zu beobachten, wie hier mit der Funktionsänderung eines Blattsprosses auch seine specifischen Organe sich verändern und zu rudimentären Gebilden werden können. Das Bestreben, Spaltöffnungen anzulegen, ist zwar noch überall zu finden, es kommen dieselben auch meist noch zur vollen Ausbildung, wiewohl sie grossentheils kaum die Fähigkeit, sich zu öffnen und zu schliessen besitzen werden, oft aber bleibt es auch nur bei der Anlage, oder sie gehen frühzeitig wieder zu Grunde und wir bekommen dann jene fehlgeschlagenen rudimentären Gebilde.

Ein weiterer Grund, jene Bildungen als fehlgeschlagene Spaltöffnungen zu betrachten, ist noch der, dass die betreffenden Zellformen auf der Seite des Blumenblattes, welche keine normalen Spaltöffnungen zeigt, auch nicht zu finden sind, während sie bei Blättern mit Spaltöffnungen auf der Ober- wie Unterseite, beiderseits vorkommen können.

Dass die Wände derselben so stark verdickt und cuticularisirt sind, mag einfach aus dem Bestreben des Blattes, die durch den Untergang der Zelle entstandene Lücke wieder zu schliessen oder sich so gut als möglich gegen sie abzuschliessen, hervorgegangen sein.

Etwas ganz Aehnliches findet sich bei *Phlox subulata* (Taf. XXIII, Fig. 7) und *Ph. Drummondii*, sowie bei *Clarkia pulchella*.

Hier sind diese anormalen Bildungen oft von ganz besonderer Grösse, hängen manchmal mit einander zusammen und befinden sich auf der Unterseite des Blattes. Ich habe aber nicht nachweisen können, dass sie mit der Entwicklung von Spaltöffnungen im Zusammenhang stehen. Denn weder im ausgebildeten noch im jugend-

lichen Zustande war es mir möglich, Spaltöffnungen zu beobachten, es müsste denn die Bildung derselben bei der Anlage der Mutterzellen stehen bleiben. Es schien mir vielmehr, dass sie sich durch den Untergang von gewöhnlichen Epidermiszellen bildeten und zumal bei Phlox, wo öfters, wenn mehrere zusammenstossen, noch eine zarte Contur der sie ehemals trennenden Scheidewand zu beobachten ist.

Es wäre aber auch möglich, dass dieselben durch Auseinanderweichen benachbarter Zellen entstünden. Hierfür würde die That- sache sprechen, dass bei ganz jugendlichen Epidermen manchmal ein schmaler Spalt zwischen zwei Zellen zu bemerken ist, welcher als Anfang der beschriebenen Gebilde angesehen werden könnte. Ich will aber nicht behaupten, dass dieser Grund vollständig stich- haltig sei, da sich in diesen zarten Membranen ja allzuleicht beim Abziehen der Oberhaut ein Riss zwischen den Zellen bilden kann, wodurch man leicht verleitet werden könnte, einen solchen durch mechanischen Eingriff entstandenen Spalt als Jugendzustand zu be- trachten.

Als fehlgeschlagene Spaltöffnungen sind nach E. Pfitzer („Bei- träge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen“, Pringsh. Jahrb. VII. Bd. p. 556) auch jene Zwerg- oder Kurzzellen anzusehen, welche man so häufig ziemlich regelmässig abwechselnd mit langen Zellen bei Gras-Epidermen findet.

Ueber die Haarbildungen, welche an Blütenblättern auftreten, ist nichts Besonderes zu bemerken. Sie zeigen dieselbe Mannig- faltigkeit wie an den grünen Theilen der Pflanze und haben auch gewöhnlich dieselbe Ausbildung, wie die an den Laubblättern der betreffenden Pflanze vorkommenden Trichome.

Die Cuticula der Blütenblätter ist oft von einer relativ be- deutenden Entwicklung. Sie stellt nur selten ein ganz glattes, ebenes Häutchen dar, wie z. B. bei verschiedenen Papaveraceen, Lineen und anderen, sie zeigt vielmehr meist noch besondere Zeich- nungen auf ihrer Oberseite, welche Verdickungsleisten derselben darstellen, und oft so zahlreich werden können, dass es kaum mög- lich ist, die Conturen der darunter befindlichen Epidermiszellen genau zu verfolgen (*Polygala myrtifolia*).

Am häufigsten ist die gestreift-gerippte Cuticula, welche längs-



und radiär verlaufende, rippenartige Erhebungen von verschiedener Grösse und Form besitzt. Seltener findet man, dass sie knötchenartige Verdickungen zeigt, so z. B. bei einigen Rubiaceen:

*Galium glaucum* und

*Asperula taurina*.

Die Rippen selbst können entweder gerade oder gebrochene Linien darstellen. Sie ziehen sich manchmal über mehrere Zellen ohne Unterbrechung hinweg und verdicken sich dann wohl auch an den Kreuzungspunkten mit den Epidermiszellwänden (einige Bromeliaceen), beschränken sich aber auch oft auf eine einzige Zelle. Verlaufen sie radiär (Taf. XXIII, Fig. 1 u. 4), so beginnen sie an einem Punkte, der meist in der Mitte der Zelle, selten excentrisch gelegen ist. Dieser Fall findet wohl bei allen papillösen Zellen statt, wo dann die Rippen an der Papille herablaufen. Manchmal ordnen sich diese Rippen auch zu Bändern an, z. B. bei *Aphelandra micans*.

Ein ganz eigenthümliches Bild bietet stellenweise die Cuticula einiger Rosen, z. B. *Rosa caucasica* (Taf. XXIII, Fig. 8 u. 9), und die von *Jasminum fruticans* (Taf. XXIII, Fig. 10) dar. Es wechseln nämlich bei ersterer Stellen, wo die Cuticula eine mit parallellaufenden zickzackförmig gebrochenen Rippen überzogene Decke bildet, ab mit solchen, über die gleichsam ein Netz oder ein Gitterwerk von Cuticularverdickungen ausgebreitet ist. Die einzelnen Elemente dieses Netzes lassen Einsenkungen zwischen sich, die ihrerseits wieder radiär gestreift sind. Diese nezartigen Bildungen können theils aus geraden, stäbchenförmigen Erhebungen gebildet werden, welche sich zu ziemlich regelmässigen Vielecken zusammensetzen, oder aber aus breiten bandartigen Streifen bestehen, welche Längsrippungen zeigen. Im ersteren Falle werden polygonale, im letzteren rundliche Vertiefungen eingeschlossen. Bei *Jasminum* ist die Bildung eine regelmässiger, das über der Epidermis sich ausbreitende Gitterwerk wird hier aus lauter geraden sich zu Polygonen anordnenden Stäbchen gebildet.

Dass diese eben besprochenen Rippen bei den Kronenblättern auch immer wirkliche Verdickungen der Cuticula darstellen und nicht, wie De Bary „Vergleichende Anatomie“ p. 79 sagt, meist „als entsprechende Vorsprünge der Epidermis zu betrachten sind, über welche in der Regel die Cuticula selbst unverdickt hinwegläuft“, lässt sich auf verschiedene Arten beweisen.

Nähme man an, jene Leisten auf der Aussenfläche der Epidermis seien Vorsprünge der Zellwand, die Dicke der Cuticula also auf ein und derselben Epidermisfläche überall eine gleiche, so müsste in der Flächenansicht nach Isolirung der Cuticula durch Schwefelsäure sich ein vollständig ebenes Häutchen ergeben, oder die Faltungen, welche über jenen Erhebungen der Oberhautzellwände gelegen hätten, müssten sich doch wenigstens durch Druck glätten lassen. Aber keins von beiden ist der Fall, jene eigenthümlichen, durch den Verlauf der Rippen sich bildenden Zeichnungen bleiben unverändert und lassen sich auch auf keine Weise beseitigen.

Ferner färben sich jene Rippen bei Behandlung der Oberhaut mit Jod oder mit Jod und Schwefelsäure stets viel dunkler braun als die zwischenliegenden Partien, stellen also eine stärkere Cuticularschicht dar.

Im Querschnitt kommt man zu demselben Resultate. Lässt man auf einen solchen Schwefelsäure einwirken, um die Cellulose zu zerstören, so müsste die isolirte Cuticula bei der Annahme, dass die Rippen Wandverdickungen darstellten, unter den Erhebungen der Aussenfläche Einsprünge oder Furchen zeigen, in denen die Verdickungen der Epidermiszellwand gelegen hätten. Dies trifft aber in der That nicht ein, die Cuticula zeigt vielmehr auch an jenen Stellen auf ihrer Innenseite vollkommen ebene Conturen.

Behandelt man einen Querschnitt mit Jod, so zeigt sich dasselbe.

Es müssen also die betreffenden Rippen zu jenen der Cuticula selbst angehörenden Verdickungen, wie sie z. B. an den Haaren (und zwar auch besonders der Blüthentheile) von *Monotropa Hypopitys* vorkommen (vgl. de Bary: „Vergleichende Anatomie“ p. 80), gerechnet werden.

---

Ich gehe nun zum zweiten Theil meiner Arbeit, zur Lückenbildung zwischen den Epidermiszellen, über.

Für gewöhnlich schliessen, der Funktion des Hautgewebes gemäss, möglichst vollständigen Abschluss und Schutz nach aussen hin zu bewirken, die Zellen der Epidermis allseitig eng zusammen. Intercellularräume bilden sich nur zwischen den Schliesszellen der



Spaltöffnungen. Lücken anderer Art fanden Milde und Kny (Milde: „Monogr. generis Osmundae“ p. 85) noch auf dem Mittelstück der flügelartigen Blattstielbasis von *Osmunda regalis*, *cinnamomea*, *Claytoniana*, *Todea rivularis* und an der Lingula der Blattbasis von *Isoëtes lacustris*, auf welche ich später noch genauer zurückkommen werde.

Sonst hatte man nirgends irgend welche Lückenbildung zwischen den Elementen der Oberhaut beobachtet. Ja, man betrachtete sogar (Sachs: „Lehrbuch der Botanik“ p. 99) den interstitienlosen Zusammenhang der einzelnen Epidermiszellen oft als das einzige, auszeichnende Merkmal des Hautgewebes. Umsomehr muss man sich wundern, wenn man bei den Epidermen der Krönenblätter so oft gerade das Gegentheil findet, dass nämlich die Zellen derselben sehr häufig grössere oder kleinere Zwischenräume zwischen sich lassen.

Diese Bildungen wurden zuerst von M. Waldner genauer beschrieben („Ueber eigenthümliche Oeffnungen in der Oberhaut der Blumenblätter von *Franciscea macrantha* Pohl.“ LXXVII. Band der Sitzungsberichte der k. Akad. der Wissensch., I. Abth., März-Heft, Jahrg. 1878) und für Gebilde analog den Spaltöffnungen gehalten. Er sagt hierüber, nachdem er sie als auf beiden Seiten des Blumenblattes an den Seitenwänden der Epidermis vorkommende, kreisrunde bis linsenförmige oder rhombische Räume, deren grösster Durchmesser im Mittel 7,15 Mikromillimeter beträgt, beschrieben hat, dass man wegen der Kleinheit fraglicher Gebilde aus der Flächenansicht allein sie unmöglich richtig deuten könne. „Erst hinreichend dünne Querschnitte, besonders solche, die jene Räume tangiren, zeigen mit voller Sicherheit, dass es Lücken in der Seitenwand der Epidermis sind, die durch die ganze Tiefe derselben gehen und in darunter befindliche ansehnliche Intercellularräume (Athemhöhlen) münden.“

Ausserdem findet sich hierüber noch eine Angabe bei F. Cohn („Zur Lehre vom Wachsthum der Pflanzenzelle“) und zwar von *Primula sinensis*, wo er bei Besprechung der rippenartigen Membranenfaltungen der Epidermiszellen sagt, dass dieselben in ihrem oberen Ende oft ringförmig angeschwollen und in der Mitte „hohl“ seien, so dass sie dem Griff eines Schlüssels ähnlich würden. Er legt aber diesen hohlen Rippen keine besondere physiologische Be-

deutung bei, wie Waldner, sagt auch nicht, dass sie Oeffnungen in der Epidermis darstellten.

Ich will nun versuchen, ein richtiges Bild dieser Intercellularlücken zu geben.

Was zuerst ihr Vorkommen anbetrifft, so findet man sie bei den Blütenblättern der verschiedensten Familien, jedoch meist nur bei den Dicotylen. Unter den Monocotylen habe ich sie nur bei zwei Liliaceen: *Erythronium dens canis* und *Sisyrinchium anceps* constatiren können, wiewohl ich eine ziemliche Anzahl derselben daraufhin untersucht habe. Bei den Dicotylen kommen sie hauptsächlich nur bei dünnen, zartwandigen Blattorganen vor; dicke, fleischige Blätter zeigen sie nie, weshalb auch oft ganz nahe verwandte Pflanzen, ja Arten ein und derselben Familie, sich hierin verschieden verhalten, indem die eine Art diese Bildung zeigt, während sie der anderen fehlt.

Die Oberseite der Blätter zeigt im Allgemeinen eine geringere Tendenz zu dieser Bildung als die Unterseite. Es kommt jedoch auch ziemlich häufig vor, dass sie sich auf beiden Seiten findet, oder dass die Oberseite jene Lücken in stärkerem Maasse, ja, dass sie dieselben sogar allein besitzt. Letzteres ist bei *Polygala oppositifolia* der Fall.

Sie treten fast nur bei gerippten oder wenigstens in der Jugend gerippten Zellen auf. Ganz selten finden sie sich bei geradwandigen Epidermen, z. B. bei einer Papilionacee: *Erythrina crista galli* und bei dem Perigonblatt von *Musa rosacea*.

Die Gestalt und Grösse derselben ist sehr verschieden und wechselt oft an den einzelnen Partien des Blattes als auch an den Zellen selbst. Sie haben einen Durchmesser bis zu 18 Mikromillimetern.

*Chorizema varium* (Taf. XXIII, Fig. 1).

Unters. Lücken bis zu 18 mikromm. Durchmesser.

*Veronica saxatilis* (Taf. XXIII, Fig. 4).

Obers.: Lücken bis zu 7,15 mikromm. Durchmesser.

Unters.: - - - 13,15 - - -

*Clarkia pulchella* (Taf. XXII, Fig. 6).

Lücken bis zu 13 mikromm. Durchmesser.

Um eine Anschauung zu bekommen, wie bedeutend der Flächenraum sein kann den diese Lücken manchmal einnehmen, wollen



wir einmal *Linum usitatissimum* betrachten. Die Lücken, sowie die Zellen dieser Linee sind ziemlich gleichmässig und zwar sowohl auf der Ober- wie Unterseite des Blattes.

Lücken:

Breite	Länge
2,63—7,175 mikromm.	13,15—15,78 mikromm.
Ungefähre Zahl der Lücken an einer Zelle = 20 bis 30.	

Zelle:

Breite	Länge
21,04—23,67 mikromm.	80,0—140,0 mikromm.

Hieraus ergibt sich, dass die Lücken einen ungefähren Flächenraum von 875 qmikromm. haben; die Zelle selbst aber besitzt einen Flächenraum von ungefähr 2420 qmikromm. Also nehmen die Lücken etwas über ein Drittel der Blattfläche (wenigstens im oberen Theile des Blattes, wo die Messungen vorgenommen wurden) ein.

Ihre Form ist so mannigfaltig, dass ich mich darauf beschränken muss, eine nur ganz kleine Zahl derselben anzuführen. Bald bilden sie kreisrunde bis halbmondförmige oder linsenartige Räume, bald sind sie hakenförmig umgebogen oder keulig angeschwollen, stellen auch wohl schleifenartige oder handelförmige Bildungen dar.

Sie liegen entweder zwischen den Wänden der Zelle selbst und dann meist an den Berührungspunkten mehrerer Zellen unter einander, oder in den Rippen, welche sie ganz oder auch nur theilweise einnehmen können. Ist das Letzte der Fall, so spitzen sie sich nach dem soliden Theile der Rippe hin zu. Sehr häufig kann man auch beobachten, wie mehrere, ehemals getrennte Intercellularlücken sich zu einer einzigen vereinigt haben, die infolge dessen eine ganz eigenthümliche buchtige Gestalt zeigen kann. Verschmelzen nun zwei gegenüberliegende, so haben sie in der Regel eine rhombische Gestalt.

Meistens ziehen sich diese Lücken gleich weit, seltener mit verschiedener Weite durch die ganze Höhe der Epidermis hindurch, sind nach dem Innern des Blattes zu offen, wenn sie nicht zufällig durch eine Parenchymzelle geschlossen werden, nach aussen zu aber stets mit der Cuticula überspannt. Sie stehen also gar nicht mit der äusseren Luft in Verbindung und können daher auch keinesfalls eine den Spaltöffnungen ähnliche Funktion besitzen.

Dass aber diese Bildungen auch Intercellularräume darstellen und nicht etwa als Verdickungsleisten zu betrachten sind, was vielleicht von vornherein und besonders bei kleineren angenommen werden könnte, lässt sich schon durch die bedeutende Grösse, die sie bei manchen Pflanzen erlangen, beweisen. Einen anderen Grund für unsere Behauptung liefert uns die Thatsache, dass die betreffenden Stellen stets angefüllt sind mit Luft, welche sich nur mittels der Luftpumpe völlig entfernen lässt. Ferner liefert uns eine einfache Reaction mit Schwefelkohlenstoff einen Beweis für unsere Annahme. Legt man nämlich ein solches Präparat in Schwefeläther und bringt darauf Schwefelkohlenstoff hinzu, so werden durch die verschiedene Brechung der durchfallenden Lichtstrahlen die Zellwände röthlich, dagegen alle Lücken zwischen den Zellen bläulich erscheinen. Man findet auch in der That, dass die betreffenden Gebilde, je nach ihrer Form einen bläulichen Fleck mit röthlicher Umgrenzung darstellen.

Nun wäre noch genauer darzuthun, dass die Cuticula sich auch wirklich ununterbrochen über diese Räume hinziehe und dieselben gänzlich gegen die äussere Luft abschliesse.

Schon aus Zweckmässigkeitsrücksichten würde man sich gedrängt fühlen müssen, jene Gebilde nicht als Oeffnungen in der Epidermis, sondern als intercellulare, nach aussen geschlossene Lücken zwischen den Zellen der Oberhaut, anzusehen. Denn wie wäre es solchen Blumenblättern möglich, bei ihrem meist überaus zarten Bau, ihrer den atmosphärischen Luftströmungen, sowie den Strahlen der Sonne so exponirten Lage und bei der oft so bedeutenden Grösse und enormen Anzahl der erwähnten Gebilde, sich gegen Verdunstung, daraus folgende Verschrumpfung und schliesslichen Tod zu schützen? Die Epidermis, welche siebartig durchlöchert erscheinen würde, könnte ihrer Funktion durchaus nicht mehr genügen, zumal, wenn man bedenkt, dass neben jenen Lücken noch normale Spaltöffnungen, und zwar ohne jegliche Schutzvorrichtungen, wie sie sich zum Beispiel an den Laubblättern von Steppenpflanzen finden, auf beiden Seiten des Blattes ziemlich häufig vorkommen.

Doch noch viele andere unzweifelhafte Gründe sprechen dafür. Untersucht man nämlich die Flächenansicht einer derartig gebauten Epidermis, welche etwas starke Cuticularstreifungen besitzt, wie z. B.



*Lythrum Salicaria*, *Clarkia pulchella*, *Chorizema varium*, *Viola tricolor*, *Erythronium dens canis* u. A., so sieht man ganz deutlich, dass diese Cuticularrippen sich über den Lücken fortsetzen; da dieselben aber unzweifelhaft Verdickungsleisten der Cuticula sind, so ist es auch bewiesen, dass jene Lücken von der Cuticula überdeckt werden, also keinesfalls mit der äusseren Luft correspondiren können.

Zu demselben Resultate kommt man, wenn man die Cuticula durch Schwefelsäure ilosirt. Bildeten die Intercellularlücken wirkliche Oeffnungen, so müsste die Cuticula nach ihrer Isolirung ein von unzähligen, kleinen Löchern durchsetztes, siebartiges Häutchen darstellen; sie müsste einem mit Nadelstichen bedeckten Blatt Papier gleichen. Aber nichts von alledem zeigt sich. Wir finden sie vielmehr als eine continuirliche, ununterbrochene Decke.

Viel unsicherer wird uns ein Querschnitt, auf den Waldner gerade besonderes Gewicht legt, lassen. Und nicht nur blos, weil dieselben sich bei der Kleinheit der betreffenden Gebilde und der Zartheit solcher Blattorgane sehr schwer herstellen lassen, nein, auch weil, selbst wenn ein solcher gelungen ist, es immer noch fraglich bleibt, ob nicht das Messer die dünne Cuticula zerrissen haben kann. Ich habe daher, um möglichst sicher zu gehen, die Blätter immer erst in Alkohol gehärtet, mehrere über einander gelegt und nun erst die Schnitte gemacht, es fanden sich da auch immer einige brauchbare Objecte, bei denen die betreffenden Lücken durchschnitten waren. Aber nichts von einer Oeffnung nach aussen war zu bemerken. Nach innen zu dagegen waren sie offen, wenn nicht gerade eine Parenchymzelle sich vorlagerte, und mündeten auch manchmal in einen von Waldner als „Athemhöhle“ in Anspruch genommenen Intercellularraum zwischen der Epidermis und den Zellen des Schwammparenchyms ein. Noch besser sieht man dies, wenn man den Schnitt mit Jod behandelt, wodurch sich die braungefärbte Cuticula von den darunterliegenden Oberhautzellen deutlich abhebt.

Es unterliegt nach alledem wohl keinem Zweifel mehr, dass jene Bildungen nicht als Oeffnungen in der Epidermis, sondern nur als intercellulare nach aussen geschlossene Lücken zwischen den Zellen der Epidermis zu betrachten sind.

In Bezug auf die Entwicklungsgeschichte dieser eigenthümlichen Interzellularräume zwischen den Zellen der Epidermis ist zu sagen, dass man bei allen, mit Ausnahme der bei ganz geradwandigen Zellen vorkommenden (*Erythrina* und *Musa*), ihre Bildung aus rippenartigen Membranfaltungen der Seitenwand verfolgen kann. Diese Rippen spalten sich in einem gewissen Entwicklungsstadium, entweder von der Basis oder von der Spitze aus beginnend und nach der entgegengesetzten Seite fortschreitend. Oft setzt sich diese Trennung der Membranen, durch das Abrundungsbestreben der Zellen selbst begünstigt, auch zwischen die einzelnen Elemente der Oberhaut fort. Wir bekommen hierdurch eine Unzahl von Uebergängen, von denen ich oben nur einige wenige Formen aufgezählt habe.

Ich habe von einer ziemlichen Anzahl solcher mit Interzellularlücken versehener Blumenblätter die Entwicklung möglichst genau verfolgt, indem ich die in den centripetalen Trauben oder Dolden auf einander folgenden, alle Entwicklungsstufen repräsentirenden Knospen untersuchte. So z. B. *Linum usitatissimum*, *Linum austriacum*, *Lythrum Salicaria*, verschiedene Arten von *Veronica*, *Arrhoxylum formosum*, *Viola tricolor*, *Nemophila insignis* und viele Andere.

Untersucht man die Epidermis eines entwickelten Blütenblattes von *Linum usitatissimum*, sei es nun die der Ober- oder Unterseite, so bemerkt man langgestreckte Zellen mit tiefen ziemlich regelmässigen Aus- und Einbuchtungen, und zwar so, dass fast immer die gleichartigen Buchten zweier benachbarter Zellen einander gegenüber zu liegen kommen, wodurch natürlich stets je zwei Einbuchtungen eine grosse Lücke einschliessen werden. Die ganze Zelle bekommt dadurch eine säge- oder vielmehr zahnstangenartig auf beiden Längsseiten ausgeschnittene Gestalt mit einem massiven Mittelkörper, der ungefähr ebenso breit ist, als die Zähne lang sind. Bei der Betrachtung von je zwei neben einander liegenden Zellen werden leiterartige Gestalten zum Vorschein kommen, deren Leiterbäume durch die Mittelkörper der Zellen und die Leitersprossen durch deren Zähne hergestellt werden. Oft sind auch noch die schmalen Querwände ausgebuchtet und lassen Lücken zwischen sich. (Siehe Taf. XXII, Fig. 2d).

Vollständig andere Bilder bekommen wir bei der Untersuchung



von Jugendzuständen. Sobald das jugendliche Kronenblatt in seiner Entwicklung soweit vorgeschritten ist, dass überhaupt eine Oberhaut unterschieden werden kann, so besteht diese aus kleinen von geraden Conturen umgrenzten polygonalen Zellen, welche lückenlos an einander schliessen. Diese strecken sich später mehr in die Länge (Taf. XXII, Fig. 2a) und man kann nun neben rascher Vergrösserung der Zellwände kleine knopfförmige, meist alternirende, selten opponirte Verdickungen auftreten sehen, welche Partien schnelleren Wachstums darstellen (Taf. XXII, Fig. 2b). Mit zunehmender Grösse der Zelle verlängern sich diese kleinen callösen Anschwellungen zu Fortsätzen oder Rippen, die nun, während man früher nicht entscheiden konnte, ob ihre Membranen wirklich verwachsen oder nur eng an einander gepresst waren, anfangen, sich zu spalten (Taf. XXII, Fig. 2c). Da diese Spaltung an der Basis der Rippen beginnt, so kommen kleine, meist spitz dreieckige Lücken zu Stande, welche ihren Scheitel in der Spitze der Rippen und als Basis einen Theil der Zellmembran der Nachbarzelle haben. Ausserdem verliert die Zellwand zu gleicher Zeit stellenweise ihren geraden Verlauf und beginnt sich zickzackartig einzubiegen. Die Lücken nehmen nach und nach die ganze Rippe ein und kommen durch Zug und ungleiches Wachstum schliesslich alle einander gegenüber zu liegen. Durch Wachstum der umgrenzenden Membranen vergrössern sie sich immer mehr, erweitern sich auch besonders in ihrem oberen ehemals spitzen Theile und erlangen schliesslich die oben angegebene Gestalt und Grösse. Die ganze Form der Zelle aber hat sich durch diese Vorgänge so verändert, dass wir in ihr die ehemals gerippte Natur wohl schwerlich erkennen werden.

Ganz denselben Gang der Entwicklung finden wir bei allen anderen mit derartigen Bildungen versehenen Blütenepidermen, wenn auch schliesslich das Endprodukt ein vollständig anderes Aussehen erlangt hat. Nur den einen Unterschied giebt es dabei, entweder beginnt die Bildung der Lücke an der Basis oder am oberen Ende der Rippe.

Der letztere Fall findet sich zum Beispiel bei *Arrhoxylum formosum* (Taf. XXII, Fig. 1), *Lythrum Salicaria*, *Anchusa italica*, *Eranthemum nervosum* u. A. Es haben dann gewöhnlich, ehe die Spaltung eintritt, die Rippen schon eine bedeutende Grösse erlangt.

Sie schwellen im oberen Theile keulig an, oder biegen sich hakenförmig um und beginnen nun erst, sich zu spalten. Die Trennung der Membranen kann sich dann durch die ganze Rippe fortsetzen, auch noch zwischen die umgrenzenden Zellwände selbst hinein erstrecken, oder sie kann auf den oberen Theil beschränkt bleiben, wodurch jene schon von Cohn beschriebenen, auf einem soliden Stiel sitzenden, schlüsselartigen Formen zu Stande kommen.

Die Lücken bei geradwandigen Epidermiszellen entstehen durch das Abrundungsbestreben derselben und beginnen immer an den Berührungspunkten mehrerer Zellen unter einander. Es trennen sich hierdurch die Zellen oft auf ziemliche Strecken von einander los. Ich habe dieselben, wie schon gesagt, nur bei *Erythrina crista galli* (Taf. XXII, Fig. 8) und an dem Perigonblatt von *Musa rosacea* beobachten können.

Auch jene Lücken, welche Milde und Kny (Milde: „Monogr. generis *Osmundae*“ p. 86) am Mittelstück der geflügelten Blattstielbasis verschiedener *Osmundaceen* und an der Ligula von *Isoetes lacustris* zuerst beobachteten, halte ich für ganz dieselbe Bildung wie bei den Blütenblättern. Und nicht nur durch die Aehnlichkeit, die die fraglichen Gebilde mit den oben beschriebenen Inter-cellularlücken mancher Kronenblätter zeigen, nein, auch durch die Entwicklungsgeschichte werden wir zu dieser Annahme geführt.

Sehen wir nun vorerst zu, wie Milde die betreffenden Lücken beschreibt. Er sagt: „Die Oberhautzellen sind langgestreckt, oft aber kaum doppelt so lang als breit, ihre Wände ein wenig geschlängelt. Die Längswände zweier benachbarter Zellen weichen hier und da zu halbkreisförmigen gegenständigen Ausbuchtungen auseinander, so dass auf diese Weise kreisrunde bis ovale Oeffnungen in der Oberhaut erscheinen, meist nur eine an einer Längswand, höchstens deren zwei in geringerer Entfernung über einander, jede von einem verdicktem Saume eingefasst.“ Er giebt ferner an, dass sie durch die ganze Höhe der Epidermis gehen und in darunter befindliche Inter-cellularräume einmünden und mit Luft oder von farbloser Gallerte unbekannten Ursprungs erfüllt sind.

Meine Untersuchungen, die ich hauptsächlich an *Todea barbara* (Taf. XXII, Fig. 3) und *Osmunda regalis* anstellte, führten zu ungefähr demselben Resultate; nur fand ich bei ersterer die Zellwände



sehr stark undulirt und die Lücken oft in ganz bedeutender Anzahl. Sie waren oft mit einer braunen Masse ausgefüllt. Ihre Wände waren stets stark verdickt und verkörkt. Worauf aber, wie es mir scheint, ganz besonderes Gewicht zu legen ist, ist die Thatsache, dass zwar eine grosse Anzahl dieser Gebilde wirkliche Löcher in der Oberhaut bildeten, andere aber entweder nur zum Theil oder auch, hauptsächlich, wenn sie kleiner waren, vollständig von der Cuticula bedeckt wurden. Dies kann man sehr leicht beobachten, wenn man einen Flächenschnitt von einem nicht allzu alten Blatte mit Jod behandelt.

Die Entwicklungsgeschichte dieser Lücken verfolgte Milde an *Todea rivularis*. Er schreibt: „Zuerst erscheint an der betreffenden Stelle ein Knötchen, gebildet von den sich trennenden Zellscheidewänden, der Porus ist auf ein Minimum reducirt; allmählich sieht man die Schlingen weiter und somit die Oeffnung grösser werden.

Ich untersuchte hierauf *Osmunda regalis* und fand Folgendes: Die Epidermis des Mittelstücks einer jugendlichen flügelartigen Blattstielbasis besteht aus geradwandigen, länglichen, kleinen Zellen, deren Wände bei fortschreitender Entwicklung sich wellig biegen und knoten- oder rippenartige Anschwellungen bekommen, welche ebenfalls wie bei den Blumenblättern Membranenfaltungen darstellen. Diese Rippen wachsen bis zu einer gewissen Grösse heran, spalten sich schliesslich und bekommen durch das Wachsthum der umgrenzenden Wandstücke endlich jene von Milde beschriebene Form.

Bei *Todea barbara* kann man auch im ausgebildeten Zustande des Blattes noch neben sehr grossen Lücken ganz solide oder nur im oberen keulig angeschwollenen Theile mit einer kleinen Lücke ausgestattete Rippen beobachten.

Aus diesen Erörterungen ist leicht ersichtlich, dass diese bei den Osmundaceen und bei *Isoëtes* vorkommenden Lücken identisch sind mit den beschriebenen Bildungen bei den Kronenblättern. Dass über manche die Cuticula nicht mehr hinwegzieht, dass sie also in der That Oeffnungen bilden können, ist kein Beweis für das Gegentheil. Normalerweise müsste diese sämtliche Lücken bedecken, was auch bei den jüngeren Blättern, welche durch die älteren äusseren Blattstielflügel mehr geschützt sind, fast immer der Fall ist. Aber wie leicht kann die Cuticula, zumal, da die betreffenden Blatt-

theile sich unter der Erde oder wenigstens direkt über dem Boden befinden, durch äussere Einflüsse zerstört werden. Ich führe nur an: Druck der anliegenden Erdpartikelchen und der darüber hinkriechenden Insekten. Ausserdem spricht auch noch der Umstand, dass oft ein Theil der Cuticula noch intakt geblieben und unregelmässig zerrissen sein kann, für unsere Behauptung. Ferner ist es möglich, dass die Cuticula durch Zug, indem sie dem raschen Wachsthum der darunterliegenden Epidermiszellen nicht mehr Folge leisten konnte, zerrissen und so die Oeffnung gebildet wurde.

Noch möchte ich bemerken, dass diese Ueberspannung epidermaler Lücken durch die Cuticula durchaus nicht so vereinzelt im Pflanzenreiche vorkommt. An der Epidermis der Saamenschale verschiedener Lupinen sind schon früher von A. Sempolowski („Beiträge zur Kenntniss des Baues der Samenschale“ Leipzig 1874) Zwischenräume zwischen den pallisadenförmigen Oberhautzellen beobachtet worden, welche von der Cuticula bedeckt sind.

Ganz dieselbe Bildung, wie bei den Blütenblättern finden wir noch bei einigen Spirogyren (Cohn: „Zur Lehre vom Wachsthum der Pflanzenzelle“ p. 520 ff.), wo an den Querwänden der Zellen sich ringförmige Falten bilden, die ungefähr die Form zweier mit den Böden aufeinander gesetzter Näpfchen haben. Die Membranen dieser Falten liegen aber nicht stets, wie Cohn meint, ihrer ganzen Fläche nach bis zur Verwachsung fest auf einander, sondern spalten sich manchmal in ihrem oberen Theile, wodurch eine ringförmige Lücke zu Stande kommt.

Ähnlichkeit mit den beschriebenen Lückenbildungen zeigen, wie auch Waldner angiebt, die lokalen Membranspaltungen in den Seitenwänden des Parenchyms der Nadeln von *Pinus pinaster*. Es entstehen hier in der gleichmässig verdickten Zellwand durch lokale Spaltungen derselben linsenförmige Hohlräume, die im Querschnitte gehöften Tüpfeln gleichen, sich aber von den Lücken in der Epidermis wesentlich dadurch unterscheiden, dass sie nicht, wie jene, durch die ganze Tiefe der Zellwand setzen, sondern nur lokal auftreten. Auch ist dies noch ein wesentlicher Unterschied, dass bei *Pinus pinaster* zuerst die Membranen sich spalten und erst nach dem Auftreten des Hohlraumes die denselben umgrenzenden Wandstücke stark in die Fläche zu wachsen beginnen, wodurch jene



schon von Meyen 1837 (Neues System der Pflanzenphysiologie, Band 1 [nach Waldner in der mehrcitirten Arbeit, p. 3]) entdeckten und als Auswüchse der Membran erklärten Gebilde entstehen, die erst von Th. Hartig richtig als Membranenfaltungen gedeutet wurden. Bei den von mir behandelten Lückenbildungen treten dagegen zuerst rippenartige Verdickungen an den Seitenwänden auf, dann erst beginnt die Spaltung dieser verdickten Partien, die Bildung des Intercellularraumes.

Was die physiologische Erklärung des Baues der Blütenepidermen anbetrifft, so muss man sich bewusst werden, dass bei den oberirdischen, von atmosphärischer Luft umspülten Theilen der Pflanze sich vor Allem eine Gefahr infolge der Wasserverdunstung einstellt, welcher die Pflanzengewebe ausgesetzt sind, so gut wie jeder andere feuchte Körper. „Diese Gefahr der Austrocknung ist für die zartwandigen, schutzlosen Gewebe so gross, dass ihr gegenüber die mechanischen Verletzungen durch heftige Regengüsse und aufgewirbelte Staub- und Sandtheilchen, die vollständigste Wehrlosigkeit gegenüber den Angriffen der Schmarotzerpilze und der Insekten ganz in den Hintergrund treten“ (Haberlandt: „Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe“, Encyclopaedie der Naturwissenschaften, Bot., herausgegeben von Schenk, Bd. II, p. 571).

Dieser Schutz gegen Verdunstung kann bei den Blütenblättern einzig und allein durch die Epidermis geboten werden, welche, wie M. Westermaier in seiner Abhandlung: „Ueber Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems“, Pringsh. Jahrb., XIV. Bd. 1. Heft 1883, annimmt, ein wasserspeicherndes Gewebesystem darstellt und im Stande ist, den unter ihrem Schutze befindlichen Zellen stets ein gewisses Quantum von Flüssigkeit zuzuführen.

Mit dieser Funktion der Oberhaut, als schützendes und wasserspeicherndes Gewebesystem, steht auch bei den Blumenblättern der Bau ihrer Zellen völlig im Einklang.

Das Erste, einen wirklichen Schutz vor Verdunstung der in den Zellen enthaltenen Flüssigkeiten, wird eine möglichst starke Aussenwand der Epidermiszellen bieten. Wir finden denn auch, dass diese im Verhältniss zu den Radialwänden sich durch eine relativ bedeutende Verdickung auszeichnet. Und es fällt nicht schwer, durch

Vergleichung nachzuweisen, dass die Verdickung der Aussenwände der Oberhautzellen gleichen Schritt hält mit der Schutzbedürftigkeit des Blattes selbst. Als besonders eklatantes Beispiel führe ich nur die Blüten zweier Bromeliaceen an, von denen die eine (*Vriesia brachystachys*), welche ihre Blüten auf einem ziemlich langen Schaft trägt, so dass dieselben den atmosphärischen Luftströmungen und daraus folgender starker Verdunstung bedeutend ausgesetzt sind, stärker verdickte Aussenwände zeigt, als die andere (*Pholidophyllum zonatum*), die ihre Blüten im Grunde der Blattrosette auf bis zu einem Minimum verkürzten Blütenstiele entwickelt.

Hierzu kommt ferner noch eine verhältnissmässig starke Cuticula, welche zwar nicht so mächtig entwickelt ist, wie bei den Laubblättern, wo sogar noch die unter ihr liegenden Celluloseschichten cuticularisirt sind, welche aber immerhin einen ziemlichen Schutz bieten wird.

Hinsichtlich der Einrichtungen, welche die Epidermis als wasserversorgendes Gewebesystem qualificiren, finden wir (nach Westermaier) als wichtigste Anforderung die Fähigkeit zur abwechselnden Speicherung und Abgabe von Wasser. Ausserdem kommt noch hinzu die Möglichkeit eines Flüssigkeitsverkehrs innerhalb der Elemente des Systems selbst und den zu versorgenden Geweben andererseits, wie auch die nähere Beziehung zu den vom Boden her das Wasser leitenden Elementen.

Es wird natürlich, da das Wasser der Pflanze nicht in regelmässigen Zeitabschnitten zugeführt wird, und da auch zu den verschiedenen Zeiten der Verbrauch der Pflanze an Wasser ein wechselnder ist, für die betreffende Pflanze von grossem Vortheil sein, wenn die Epidermis befähigt ist, einen möglichst grossen Vorrath an Wasser aufzuspeichern, um ihn bei ungünstigen Verhältnissen wieder an die angrenzenden Zellen abzugeben. Dies zu ermöglichen, muss nothgedrungen der Innenraum der einzelnen Elemente der Epidermis vergrössert werden, was durch die papillösen Ausstülpungen bei den Blütenepidermen bewerkstelligt wird. Dass diese Papillenbildung besonders auf der der Verdunstung am meisten ausgesetzten Oberseite (bei *Calceolara* finden sie sich auf der zur Oberseite gewordenen, morphologischen Unterseite, während die morphologische Oberseite keine Spur davon zeigt) zur Entwicklung kommt, kann uns



schon ein Fingerzeig sein, dass wir zu dieser Annahme berechtigt sind. Ausserdem finden wir auch, dass bei Wasserpflanzen und solchen Gewächsen, welche unter dem Schatten grösserer Pflanzen stehen, die Papillen von geringerer Entwicklung bleiben.

Um zu sehen, wie bedeutend der Innenraum der Zellen vergrössert werden kann durch die papillösen Ausstülpungen der Aussenwände, braucht man einmal z. B. *Tagetes patula* zu untersuchen. Diese Composite besitzt auf der Oberseite tafelförmige gewellte Zellen mit grossen kegelförmigen Papillen. Die Papillen erreichen eine Höhe von 92 Mikromillimetern einen grössten Durchmesser von 79 Mikromillimetern, während die Basis der Zelle bei demselben Durchmesser nur eine Höhe von 13—14 Mikromillimetern besitzt.

Daraus ergibt sich, dass durch die Papillen der Innenraum der Zellen reichlich um das Doppelte vergrössert wird. Denn, betrachtet man die Papille als Kegel (K) mit der Höhe  $h'$ , die Basis der Zelle als Cylinder (C) mit der Höhe  $h$ , deren Grundflächen gleich sind, so verhält sich:

$$\begin{aligned} K : C &= \frac{h'}{3} : h \\ &= 30,66 : 13,5. \end{aligned}$$

Es stellt also eine solche Papille gleichsam ein kleines Wasserreservoir dar, welches befähigt ist, bei günstigen Verhältnissen ein bedeutendes Quantum Wasser aufzunehmen.

Man könnte hier vielleicht entgegnen, dass mit der Vergrösserung der verdunstenden Fläche, die ja zweifelsohne durch die papillöse Form der Zellen gebildet wird, der durch die grössere Wassermenge erzielte Vorthail wieder illusorisch gemacht würde. Dies kann aber in der That nicht eintreten, denn der hierdurch gewonnene wasserspeichernde Innenraum ist so bedeutend, dass wohl auch selbst bei einer grösseren Verdunstungsfläche immer noch der Vorthail in die Augen springen wird. Ferner ist auch noch zu bedenken, dass sich zwischen den einzelnen Papillen eine stagnirende Luftschicht bilden wird, die bekanntlich einen grossen Schutz zu bieten vermag.

Es käme nun nur noch auf die Beantwortung der Frage an, ob auch wirklich das gespeicherte Wasser in den Epidermiszellen, bei starkem Wasserverbrauch den anderen Zellen zu Gute kommen kann.

Denn dass die Epidermis mit den das Wasser vom Boden herleiten den Elementen in naher Beziehung steht, unterliegt wohl keinem Zweifel, liegen ja die Gefässbündelenden direkt unter ihren Zellen. Diese Abgabe der Flüssigkeit wird ermöglicht durch die Zartheit der Radialwände der Oberhautzellen einerseits und ihrer Innenwände andererseits.

Bei starker Wasserzufuhr wird die Papille wie ein Ballon wirken, in den die Flüssigkeit hineingepresst wird. Sie kann infolge ihrer Lage sich ungehindert ausdehnen, denn sie steht frei nach aussen und findet keinen Widerstand bei ihren Nachbarn, sie besitzt auch nie aussteifende Einrichtungen in ihrem Innern, wie die Basis der Zellen, welche oft gewellt oder gerippt sind, und ausserdem noch durch den gegenseitigen Druck an bedeutender Erweiterung gehindert werden. Vor zu starker Anspannung und daraus folgender Zerreiſung der Papillen aber werden die an ihnen herablaufenden Cuticullarrippen genügenden Schutz bieten. Wird nun viel Wasser verbraucht, so geben die Papillen dasselbe ab und sinken infolge dessen zusammen, die unteren Theile der Epidermiszellen dagegen werden bei noch stärkerer Verdunstung, wenn schon alles gespeicherte Wasser aufgebraucht ist, gestützt durch ihre Aussteifungen, noch längere Zeit der Gefahr vor Verschrumpfung widerstehen können.

Diese Vorgänge kann man experimentell ganz genau verfolgen. Lässt man z. B. die papillöse Blütenepidermis von *Tagetes patula* (Taf. XXIII, Fig. 11) allmählich eintrocknen, so bemerkt man ganz deutlich ein Einsinken der Papillen; anstatt der früher kegelförmigen Gestalt erhalten sie eine zitzenartige Form, die Basis der Zelle aber bleibt unverändert und erst bei völliger Austrocknung wird auch diese von der Verschrumpfung ergriffen. Durch abermalige Wasserzufuhr kann man auch, vorausgesetzt, dass man die Eintrocknung nicht allzuweit hat fortschreiten lassen, die ehemalige Gestalt der Papillen wieder herstellen; es werden zwar nicht alle, aber doch die meisten aus der zitzenartigen wieder in die kegelförmige Gestalt übergehen.

Dieses Einsinken der Papillen geht so schnell vor sich, dass man an einem Flächenschnitte, wobei ja durch die Freilegung der Innenwand der Epidermiszelle das Wasser leicht heraustreten konnte und folglich sich der Druck in ihrem Innern sofort ändert, fast stets



nur die zitzenförmige Gestalt erhält. Die kegelartige kann man nur am unversehrten Blatte oder erst nach längerem Liegen eines Schnittes in Wasser beobachten.

Aus diesen Betrachtungen ist ersichtlich, welch' grosser Vortheil für ein Blatt durch die papillöse Form seiner Oberhautzellen betreffs der Aufnahme von Flüssigkeit erwachsen kann. Damit soll nicht gesagt sein, dass die Ansicht, welche die Papillen infolge des durch sie erzeugten Sammetglanzes der Blütenblätter, als Einrichtungen zur Anlockung von blüthenbesuchenden Insekten deutet, eine falsche sei; es können ja leicht beide Funktionen unbehindert neben einander bestehen.

Bei der grossen Dünne und Zartheit ihrer Radialwände würden die Epidermiszellen frühzeitig collabiren. Dies würde aber selbstverständlich für das betreffende Organ sehr nachtheilig wirken. Aus diesem Grunde finden wir eine Anzahl Einrichtungen bei den Blütenblättern, die zur Aussteifung der Epidermiszellen dienen.

Als erste Modalität hiervon ist die Wellung der Seitenwände in ihren verschiedenen Graden, je nach dem Schutzbedürfniss der betreffenden Zelle, zu erwähnen. Man hat sich dabei zu vergegenwärtigen, dass je zwei gegenüberliegende Buchten sich zu Cylindern combiniren, die, wenn auch aus noch so zartem und an und für sich wenig tragfähigem Material zusammengesetzt, doch sicherlich strebefeste Constructionen darstellen und der betreffenden Zelle einen bedeutenden Schutz gegen Collabescenz leisten können. Ausserdem wird die geringe Tragfähigkeit der einzelnen Säulen durch die oft so bedeutende Anzahl und Grösse derselben wieder ausgeglichen.

Auch die Thatsache, dass gewellte Epidermen hauptsächlich bei sehr zartgebauten und dünnwandigen Blumenblättern auftreten, während sie bei fleischigen und derben geradwandig sind, könnte uns darauf hinweisen, dass wir es hier mit Einrichtungen gegen Collapsus zu thun haben. Dasselbe ist ferner daraus ersichtlich, dass über den wasserzuleitenden Gefässen und an der Basis des Blattes, wo doch sicher die Gefahr vor Collabiren eine geringere ist, die Wände der Zellen entweder nur geringer gewellt oder auch ganz geradwandig erscheinen.

Eine zweite Art von Aussteifungsvorrichtungen im Innern der Epidermiszellen stellt sich uns in der Rippung der Radialwände dar.

Sie tritt meist auf in Combination mit der Wellung und nur selten findet sie sich bei ganz geraden Wänden (*Pelargonium*). Die Rippen sind als Strebepfeiler zu betrachten, die sich an die Wände der Zelle anlegen und diese vor einem Zusammensinken bei starkem Wasserverlust schützen sollen.

Um ihre Tragfähigkeit noch zu erhöhen, spalten sich oft die Membranen derselben und bilden dann jene eingehend beschriebenen Interzellularlücken zwischen den Oberhautzellen, welche von M. Waldner für Athmungsorgane gehalten wurden, aber nichts als strebefeste, die Zellen vor Callapsus schützende, Hohlsäulen darstellen.

Auch hier lässt sich durch Vergleichung nachweisen, dass die Grösse, Zahl und Gestalt dieser Rippen mit der Zartheit und der daraus resultirenden Schutzbedürftigkeit des Blattes gleichen Schritt hält.

Durch die Wellung der Zellwände wird neben der Vergrösserung der Strebefestigkeit ohne allen Zweifel auch die Zugfestigkeit einer Epidermis erhöht. Es wird nämlich, wie Haberlandt in seiner Schrift über die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe angiebt, durch den wellig oder zickzackartig gebrochenen Verlauf der Radialwände eine Art Verzahnung der einzelnen Zellen unter einander bewirkt und dadurch eine grössere Zugfestigkeit der Epidermis in tangentialer Richtung erzielt. „Dass eine solche grössere Festigkeit der Epidermis in tangentialer Richtung für das betreffende Organ in mehrfacher Hinsicht von grosser Wichtigkeit ist, leuchtet sofort ein, zumal gerade die Epidermis sehr häufig bedeutend auf Zug sowohl in der Längs- als Querrichtung in Anspruch genommen wird.“ (Ambronn: „Ueber Poren in den Aussenwänden von Epidermiszellen.“)

Auch Westermaier bespricht in seiner Arbeit „Ueber Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems“ die erwähnte Vergrösserung der Zugfestigkeit der Epidermis durch den welligen Verlauf ihrer Zellen, und es scheint mir an dieser Stelle am besten zu sein, wenn ich die betreffenden Betrachtungen wörtlich wiedergebe:

„Trifft es zu, dass die Verwachungsflächen zweier Epidermiszellen unter einander bei einem senkrecht zu ihnen wirkenden Zug die schwächsten Stellen repräsentiren, dann wird sicher durch eine



Vergrößerung der Verwachsungsfläche die Zugfestigkeit in der betreffenden Richtung erhöht.

„Wenn aber ein Reißen ebenso leicht mitten durch die Aussenwände und Innenwände erfolgt, dann ist die Wellung für die Zugfestigkeit ohne Belang. Denn in letzterem Fall, wenn nämlich der die Zellen sozusagen verbindende Kitt (Intercellularsubstanz) eine ebenso feste Verbindung herstellt, wie die Membran selbst, ist Folgendes zu beachten.“

„Ein Zug, der in irgend einer Richtung der Fläche auf eine Epidermis mit lauter gewellten Radialwänden wirkt, wird von den flachen Aussen- und Innenwänden aufgenommen. Eine direkte Inanspruchnahme der Radialwände auf Zug könnte erst erfolgen nach ihrer Geradestreckung; letztere könnte mit kleinem Kraftaufwand geschehen, tritt aber schon wegen der geringen Dehnbarkeit der theilweise cuticularisirten Aussenwand nicht ein.“

„Ein einfacher Versuch mit der Blattscheide von *Secale cereale* zeigt nun aber in der That, dass die Wellung der Wände für die Erhöhung der Zugfestigkeit wohl in Betracht kommen kann.“

„Die in der Längsrichtung der Scheide verlaufenden Radialwände sind gewellt. Ein Zerren in tangentialer Richtung und die Untersuchung der entstandenen Rissstellen ergibt, dass die Orte der Trennung in der Regel genau den welligen Verwachsungslinien entsprechen; daraus folgt, dass hier die schwächsten Stellen sind und dass eine Vergrößerung der Verwachsungsflächen in diesem Falle vortheilhaft wirkt.“

Dieser Versuch allein kann uns aber noch nicht genügen; wir müssen vielmehr noch experimentell und durch Vergleichung nachzuweisen suchen, dass auch wirklich mit zunehmender Wellung der Radialwände die Zugfestigkeit der betreffenden Epidermis erhöht wird.

Es würden dann Epidermen mit geradwandigen Zellen am schwächsten, Epidermen mit tief gebuchteten Zellen am stärksten nach diesem Princip zugfest gebaut sein; vorausgesetzt natürlich, dass die einzelnen Zellen möglichst gleiche Grundform und Grösse, sowie gleiche Dicke der Wände besitzen. Bei einem Zerreißen in tangentialer Richtung müssten dann Epidermen mit geradwandigen Zellen immer da auseinander weichen, wo die einzelnen Elemente derselben an einander liegen, während die Zellen selbst dem Zuge widerstehen

würden; Epidermen mit gewellten, verzahnten Zellen dagegen würden je nach dem Grade der Wellung entweder nur eine theilweise, oder bei sehr starker Wellung eine vollständige Zerreissung der Zellen selbst zeigen müssen.

Dies trifft nun in der That auch vollständig zu. Lässt man z. B. einen Zug auf die Epidermis von *Narcissus montanus*, welche geradwandige polygonale Zellen besitzt, einwirken, so findet man, dass sich die Zellen stets an ihren Berührungsflächen von einander lösen und nie eine Zelle selbst zerreisst. Es stellen also die Verwachsungsflächen die schwächsten Stellen dar. Untersucht man nun *Rosa gallica* mit geradwandig polygonalen Zellen oberseits und gering wellig gebogenen Zellen unterseits des Blattes, so zeigt sich auf der Oberseite dasselbe, auf der Unterseite aber tritt zwar meist nur eine Trennung, manchmal aber auch ein Zerreißen der Zellen ein. Noch stärker ist dies der Fall bei *Forsythia suspensa*, deren Oberhautzellen etwas tiefere Wellungen besitzen (die Wellungen betragen etwa  $\frac{1}{5}$  des Durchmessers der Zellen). Hier zerreißen schon sehr oft die Zellen selbst, seltener trennen sie sich da, wo sie verwachsen sind. Bei *Fritillaria Meleagris* endlich, mit tief gebuchteten Oberhautzellen (Wellung  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{1}{3}$  des Durchmessers der Zellen), widerstehen die Verwachsungsflächen dem Zuge vollständig und es tritt stets ein Zerreißen quer durch die Zellen ein.

Als Einrichtung gegen Zug ist ferner noch die Erscheinung zu betrachten, dass bei langgestreckten Blattorganen die Zellen der Epidermis auch stets in dieser Richtung gestreckt und meist noch spindelförmig in einander eingekeilt sind, wie wir es z. B. sehr oft bei den strahlenförmigen Randblüthen der Compositen finden.

Es erübrigt nur noch Einiges über den Inhalt der Epidermiszellen und besonders über deren Gehalt an Stärke hinzuzufügen.

Was den Zellinhalt anbetrifft, so will ich betreffs der Farbstoffe, die den Blütenblättern ihre typische Färbung verleihen, nur auf die neueste Arbeit von P. Fritsch: „Ueber farbige körnige Stoffe des Zellinhalts“ (Pringsh. Jahrb. 1883, XIV. Bd. 2. Heft) hinweisen und noch hinzufügen, dass die starke Molekularbewegung der Farbkörner, die er bei *Impatiens longicornu*, *Calendula officinalis*, *Rudbeckia lanciniata* u. A. fand, den meisten feinkörnigen gelben Farb-



stoffen eigen zu sein scheint, denn ich fand sie bei einer ziemlichlichen Anzahl so gefärbter Compositen, wie auch Repräsentanten anderer Familien.

Etwas genauer will ich auf das häufige Vorkommen von Stärkekörnern in den Epidermiszellen übergehen.

Soviel mir bekannt ist, findet sich hierüber nirgends eine nähere Angabe. Auch de Bary sagt nichts davon; er führt nur einige Epidermen von Laubblättern an, welche in dem wandständigen Protoplasma mehr oder minder zahlreiche Chlorophyllkörner eventuell mit Amylum-Einschlüssen zeigen.

Die Stärkeeinlagerungen in der Epidermis der Blumenblätter kommen sowohl in der der Oberseite als auch der Unterseite vor. Sie sind bald fein- bald grobkörnig und die einzelnen Amylunkörner liegen theils zerstreut in der Zelle umher, theils sind sie wandständig, theils auch um den Zellkern gruppirt. Bei einigen Ranunculus-Arten findet sich im oberen Theile des Kronenblattes, direkt unter der reichlich Stärke führenden Epidermis, eine Schicht von dünnwandigem Gewebe, schon makroskopisch durch seine kreideweisse Färbung ausgezeichnet, die vollständig angefüllt ist von Stärke.

In reichlichem Maasse habe ich Stärke constatiren können in den Blütenblattepidermen von Ranunculus-Arten, Paeonien, Rosen, Sileneen und vielen anderen mehr.

Die Funktion dieser Stärke in den Epidermiszellen von Blumenblättern ist mir aber nicht völlig klar geworden; denn, dass sie zur Zuckerbildung in den Nektarien, z. B. bei *Ranunculus repens*, gebraucht würde, ist nicht wahrscheinlich, da dieselbe sehr oft auch bei Blättern ohne Nektardrüsen sich findet und auch bei abgefallenen Blättern noch vorhanden, also nicht aufgebraucht ist.

Mehr Wahrscheinlichkeit scheint mir die Annahme für sich zu haben, dass die Stärke während der Entwicklung des Blütenblattes in demselben aufgespeichert wird, um bei der Entfaltung der Blüthe zur vollen und raschen Ausbildung ihrer Kronenblätter verarbeitet zu werden.

Verfolgt man nämlich die Entwicklungsgeschichte einer Blüthe, so wird man das Wachsthum der Kronenblätter im Verhältniss zu dem der Geschlechtsorgane anfangs sehr langsam finden. Es sind

die Staub- und Fruchtblätter oft schon bis zu ihrer vollständigen Ausbildung fertig, während die Kronenblätter noch weit in ihrer Entwicklung zurück sind. Erst später, entweder kurz vor oder auch selbst während der Entfaltung der Blüthe, zeigen sie gewöhnlich ein sehr rasches Wachsthum. Um ihnen dasselbe aber zu sichern, glaube ich, dient die Stärkeeinlagerung, auf deren Kosten sich dann das Blatt entwickeln kann.

Zur Bekräftigung meiner Annahme will ich ein Beispiel anführen: Die Blütenblätter von *Rosa caucasica* sind in der Jugend reichlich angefüllt mit Stärke und zwar findet sich diese nicht nur in dem Parenchym des Blattes, auch die Epidermis beider Blattseiten enthält dieselbe in bedeutenden Massen. Bei vollständig entwickelten Blumenblättern dagegen lassen sich nur noch Spuren davon nachweisen, während abgefallene Blätter gar keine Stärke mehr zeigen. Es ist hier also alle Stärke während der Ausbildung des Blattes wieder verschwunden. Aber wozu sollte dieselbe anders benutzt worden sein, als zur Vergrösserung der Zellen, zum Wachsthum des Blattes?

Sollte man aber bei abgefallenen Blättern noch manchmal Amylumkörner finden, wie z. B. bei *Ranunculus repens* und *Rosa sempervirens*, wäre es da nicht möglich, dass infolge günstiger Vegetationsbedingungen eine Ueberproduction stattgefunden hätte und daher nicht aller Reservennahrungsstoff aufgebraucht worden wäre? Dies gewinnt um so mehr Wahrscheinlichkeit, wenn man bedenkt, dass dieser Ueberschuss an Stärke nur bei Blättern, welche im Frühling und Sommer, also unter günstigen Ernährungsverhältnissen, lebten und nicht bei solchen, welche im Herbst unter ungünstigeren Bedingungen vegetirten, gefunden wurde.

Ausserdem lässt sich auch bei entwickelten Blättern im Verhältniss zu den Jugendzuständen immer eine Abnahme der Stärke constatiren. In der Jugend sind die Körner gewöhnlich gross und füllen oft die ganze Zelle an, während sie bei fortschreitender Entwicklung immer kleiner werden, meist nur noch um den Zellkern herum und an der Wand liegen und schliesslich bei völliger Ausbildung des Blattes kleinkörniger, geringer an Zahl und in der Zelle unregelmässig zerstreut sind.

Man hätte also auch hier, wie überall im Pflanzenreiche, wenn



man in einem Organ fertige Stärke vorfindet, dieselbe als Reservestoff zu betrachten.

Doch will ich ausdrücklich nochmals hervorheben, dass ich durchaus nicht der Meinung bin, diese Frage über den Stärkegehalt der Blumenblätter gänzlich erschöpft und zweifellos beantwortet zu haben. Es wird anderen eingehenderen Untersuchungen über dies Kapitel vorbehalten sein, völlige Klärung zu verschaffen.

Als Anhang möchte ich nun noch eine Uebersicht der von mir untersuchten Blüthenepidermen geben und zum Eintheilungsprincip den Bau der Radialwände der Zellen benutzen, da dieser an demselben Blattorgan immer noch constanter ist als die Grundform der Zellen, nach welcher Goldmann („Beobachtungen über die Epidermis der Pflanzen“, Botan. Zeitung, Jahrg. 1848, p. 857) sie eintheilte in:

1. Regelmässige Zellen.
  - a) Polygonzellen mit ebenen Wänden.
  - b) Polygonzellen mit geschlängelten Wänden.
2. Unregelmässige Zellen.

Meine Gruppierung dagegen würde folgende sein:

- I. Auf beiden Seiten des Blattes gleich gebaute Epidermiszellen.
  1. Geradwandige oder fast geradwandige Zellen,
  2. undulirte (geschlängelte, zickzackartig gebrochene, gebuchtete etc.) Zellen,
  3. gerippte (geradwandig- und undulirt gerippte) Zellen.
- II. Auf Ober- und Unterseite des Blattes verschieden gebaute Epidermiszellen.
  1. Oberseits geradwandige oder fast geradwandige, unterseits gewellte Zellen.
  2. Oberseits geradwandige oder fast geradwandige, unterseits gerippte Zellen.
  3. Oberseits gewellte, unterseits gerippte Zellen.

Die drei anderen Unterabtheilungen, welche sich noch durch einfache Permutation ergeben würden, scheinen ganz zu fehlen, was darin seinen Grund hat, dass, wie schon gesagt, die Unterseite eine stärkere Tendenz zur Rippung und Wellung zeigt, als die Oberseite.

# I. Auf beiden Seiten des Blattes gleich gebaute Epidermiszellen.

## 1. Geradwandige oder fast geradwandige Zellen.

*Myogalum nutans*, *Aloe ciliaris*, *Phaseolus multiflorus* und *Hernandezii*, *Spartium junceum*, *Erica tetralix*, *E. cruenta*, *E. cinerea*, *Rhododendron Aucklandii*, *Bryanthus erectus*, *Aster diffusus*, *A. Novae-Anglicae*, *Gesneria zebrina*, *Rosanovia Regelii*, *Begonia Pearcei*, *Billbergia rhodocyanea*, *Vriesia brachystachys*, *Ananassa sativa*, *Pholidophyllum zonatum*, *Hohenbergia strobiliacea*, *Pitcairnia xanthocalyx*, *Kämpferia rotunda*, *Phajus grandiflorus*, *Leucopogon Richei*, *Musa rosacea*, *Erythrina crista galli*, *Narcissus montanus*, *N. Pseudonarcissus*, *Puschkinia scilloides*, *Hoya variegata*, *Periploca graeca*, *Vincetoxicum pumilum*, *V. contiguum*, *Convallaria majalis*, *Mesembryanthemum aureum*, *Accacia lophanta*, *Brunfelsia americana*, *Hamelia patens*, *Ruta graveolens*, *Asperula taurina*, *Aristolochia Clematitis*, *Amasonia salicifolia*, *Nuphar lutea*, *Martynia proboscidea*, *Butomus umbellatus*, *Kalmia angustifolia*, *Jasminum Sambac*, *Medinilla farinosa*, *Rhynchospermum jasminoides*, *Coleonema album*, *Ligustrum japonicum*, *L. vulgare*, *Sambucus Ebulus*, *Erigeron speciosus*, *Heteropsis nitida*, *Malpighia urens*, *Jaquinia aurantiaca*, *Canna edulis*, *C. indica*, *Anthericum ramosum*, *Calycanthus occidentalis*.

## 2. Gewellte Zellen.

*Iris nudicaulis*, *Tulipa Gesneriana*, *Azalea pontica*, *Paeonia peregrina*, *Caltha palustris*, *Ranunculus repens*, *R. acris* etc., *Tropaeolum majus*, *Glaucium luteum*, *Argemone mexicana*, *Papaver Rhoeas*, *Campanula pyramidalis*, *Tagetes patula*, *Dipteracanthus Schauerianus*, *Eranthemum tuberculatum*, *Crassula lactea*, *Cyclamen europaeum*, *Asystasia scandens*, *Echeveria coerulea*, *Corydalis solida*, *Passiflora Kermesina*, *Forsythia suspensa*, *Fritillaria Meleagris*, *Saxifraga sarmentosa*, *Melandryum brachypetalum*, *Aquilegia vulgaris*, *Anomatheca cruenta*, *Zygophyllum Fabago*, *Cerastium grandiflorum*, *Silene italica*, *Chelidonium majus*, *Hedysarum caucasicum*, *Orobis*



variegatus, *Vicia Orobos*, *Clematis montana*, *Tradescantia Lyoni*, *T. aspera*, *Campanula latifolia*, *Arnica montana*, *Ribes sanguineum*, *Oxybaphus floribundus*, *O. viscosus*, *Lilium bulbiferum*, *L. Martagon*, *L. candidum*, *Nepeta macrantha*, *Salvia pratensis*, *S. bicolor*, *Scutellaria alpina*, *Philadelphus coronarius*, *Sedum reflexum*, *Mimulus guttatus*, *Hermannia althaeifolia*, *Reseda complicata*, *Streptocarpus Bexii*, *Malpighia coccifera*, *Malva oxyacanthoides*, *Althaea rosea*, *Malva silvestris*, *Thladiantha dubia*, *Clerodendron squamatum*, *Saponaria officinalis*, *Catalpa syringaeifolia*, *C. Kämpferi*, *Eugenia paniculata*, *Backhousia myrtifolia*, *Aphelandra micans*, *Alisma Plantago*, *Callichroa platyglossa*, *Pinardia coronaria*.

### 3. Gerippte Zellen.

*Anemone silvestris*, *A. multifida*, *A. Pulsatilla*, *A. pennsylvanica*, *Aubrietia deltoidea*, *Eruca sativa*, *Pelargonium odoratum*, *P. vitifolium*, *P. peltatum*, *P. atrosanguineum*, *Geranium pratense*, *G. phaeum*, *G. sanguineum*, *G. cristatum* etc., *Erodium althaeoides*, *E. gruinum*, *Linum usitatissimum*, *L. austriacum*, *L. flavum*, *Oxalis floribunda*, *O. stricta*, *Viola tricolor*, *V. odorata*, *V. cornuta*, *V. elatior*, *Clarkia pulchella*, *Oenothera fruticosa*, *Oe. gracilis*, *Oe. biennis*, *Oe. riparia*, *Convolvulus tricolor*, *Petunia violacea*, *Pisum arvense*, *Coronilla varia*, *Trodylium Apulum*, *Ainsworthia cordata*, *Nemophila insignis*, *Nicotiana acuminata*, *N. rustica*, *Hyoscyamus albus*, *Lycopersicum cerasiforme*, *Clematis florida*, *Cirsium subalpinum*, *Gilia capitata*, *G. multicaulis*, *Franciscea eximia*, *Chorizema varium*, *Ch. cordata*, *Arrhoxystylum formosum*, *Polygala oppositifolia*, *Erythronium dens canis*, *Pulmonaria officinalis*, *P. molle*, *Prunus Cerasus*, *P. italica*, *P. avium*, *Amygdalus nana*, *Phlox subulata*, *Ph. Drummondii*, *Malus floribunda*, *Pirus baccata*, *Veronica prostrata*, *Armeria canescens*, *A. pubescens*, *Myosotis palustris*, *Steriophoma aurantiaca*, *Cardamine pratensis*, *Vinca herbacea*, *V. rosea*, *Caryolopha sempervirens*, *Veronica gentianoides*, *V. saxatilis*, *V. off.*, *V. Begabunga*, *V. Ponae*, *V. latifolia* etc. *Cydonia vulgaris*, *Polemonium coeruleum*, *Helianthemum vulgare*, *Thermopsis montana*, *Cytisus purpureus*, *Potentilla anserina*, *Whitlavia minor*, *Pentstemon ovatus*, *Cistus villosus*, *C. platysepalus*, *C. purpureus*, *Hibbertia volubilis*, *Geum urbanum-rivale*, *Lac-*

tuca perennis, Hieracium pulmonarioides, H. amplexicaule, Lycium barbarum, Gratiola off., Knautia orientalis, Knautia silvatica, Anchusa italica, Phlomis tuberosa, Deutzia gracilis, Amsinckia intermedia, Lycopsis arvensis, Nonnea rosea, Hypericum hirsutum, Lobelia bicolor, Epilobium hirsutum, E. Donaei, Fagraea obovata, Psidium Catleyanum, Viburnum dentatum, Cuphea viscosissima, C. silenoides, Heimia salicifolia, Lythrum Salicaria, L. virgatum, Anagallis coerulea, Cichorium calvum, Solanum tuberosum, Fuchsia fulgens, Scabiosa graminifolia, Verbena paniculata, V. stricta, Heliotropium peruvianum, Gaura parviflora, Spiraea callosa, Anoda hastata, Frankenia laevis, Cassia arborescens, Statice purpurata.

## II. Auf Ober- und Unterseite des Blattes verschieden gebaute Epidermiszellen.

### 1. Oberseits geradwandige oder fast geradwandige, unterseits gewellte Zellen.

Datura Stramonium, Solanum utile, Xanthophtalmum segetum, Clivia Gardneri, Sonerila argentea, Erythrochiton brasiliense, Aesculus Hippocastanum, Cryptolepis longiflora, Tellima grandiflora, Rubus odoratus, Rosa canina, Lonicera etrusca, Heracleum austriacum, Inula hirta, Digitalis purpureum, Thunbergia alata, Fumaria agraria, Globularia vulgaris, Sagittaria sagittifolia, Balsamina hortensis, Pentas carnea, Francoa sonchifolia, Loasa tricolor, Clintonia pulchella, Agrimonia odorata, A. leucantha.

### 2. Oberseits geradwandige oder fast geradwandige, unterseits gerippte Zellen.

Erucastrum arabicum, Primula elatior, P. off., P. marginata, Scopolia carniolica, S. atropoides, Potentilla alba, Waldsteinia geoides, Cochlearia off., Lichnis Flos Jovis, Spiraea ulmifolia, Cucumis sativa, Cucurbita Pepo, Rosa alba, R. multiflora, R. gallica, R. semper-virens, R. caucasica etc., Lippia canescens.



### 3. Oberseits gewellte, unterseits gerippte Zellen.

*Cerithe aspera*, *Eranthemum nervosum*, *Beloperone pulchella*,  
*Calystegia dahurica*, *Lychnis Viscaria*, *Hypericum pyramidatum*,  
*Sisyrinchium anceps*, *Circaea lutetiana*.

---

Schliesslich möge es mir vergönnt sein, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Professor Dr. Schenk, sowie Herrn Dr. Ambrohn meinen herzlichsten Dank für das mir jederzeit in so hohem Maasse erzeigte Wohlwollen, sowie für die überaus freundliche Unterstützung bei der Ausführung der vorliegenden Arbeit, auszusprechen.

---

### Nachschrift.

Bereits im Januar dieses Jahres veröffentlichte ich in den Sitzungsberichten der deutschen botanischen Gesellschaft eine vorläufige Mittheilung über die vorliegende Abhandlung. Im Anschluss an meine Arbeit publicirte Herr Dr. E. Köhne, welcher die Freundlichkeit gehabt hatte, das Referat über meine Mittheilung zu übernehmen, in demselben Hefte der Sitzungsberichte das Resultat eigener Untersuchungen, welche er im Jahre 1871 angestellt, aber wieder liegen gelassen hatte. Ganz abgesehen davon, dass es meiner Meinung nach nicht Sitte ist, dass ein Referent eine ihm nur im Manuscript vorliegende Arbeit dazu benutzt, um eigene erst nach Einsicht des betreffenden Manuscripts zusammengeschriebene Beobachtungen anzuknüpfen und gleichzeitig damit zu veröffentlichen; ganz abgesehen von diesem eigenthümlichen Verfahren des Herrn Dr. Köhne sehe ich mich veranlasst, auf einige Punkte, in denen Herr Dr. Köhne mit mir nicht übereinstimmt, rein sachlich zu erwidern.

Wenn Herr Dr. Köhne behauptet, dass, so viel er sich erinnere, die in Rede stehenden Intercellular-Lücken niemals mit Luft gefüllt seien, sondern dass im Gegentheil ihre innere Ausfüllung ihm oft einen ganz collenchymatischen Eindruck gemacht hätte, so würde es doch nur eines Blickes ins Mikroskop bedurft haben, um sich sofort darüber klar zu werden, dass die betreffenden Bildungen hohl und mit Luft angefüllt sind. Uebrigens verweise ich auf meine vorstehende Arbeit und glaube darin p. 425 meine Behauptung genügend bewiesen zu haben.

Sehr auffallend erscheint es mir, dass unter den Beispielen, die er als „ganz besonders“ beweisend anführt, sich auch *Potentilla anserina* befindet, deren Corollen auf der Unterseite gerade sehr deutlich ausgeprägte Lückenbildung zeigen und bei denen auch ganz besonders schön die von Luft erfüllten Räume zu beobachten sind.

Noch möchte ich bemerken, dass es mir vorkommt, als ob Herr Dr. Köhne hierüber nicht recht klar geworden sei, ja, dass er sich sogar selbst widerspricht. Sagt er doch auf S. 28, dass durch die zu Schleifen aufgelösten Zellhautfalten hohlcylindrische Träger gebildet würden. Aber wie ist dies möglich, wenn dieselben eine collenchymatische Ausfüllung haben?

Die Behauptung ferner, dass bei *Pisum sativum* die Schleifen nicht den Eindruck machen, als verbänden sie innere und äussere Wandung der Epidermiszelle, sondern als hätten sie die Gestalt eines kurzen, in das Zelllumen ragenden, die Aussen- und Innenwand aber nicht berührenden Handschuhfingers, beruht wohl nur auf oberflächlicher, fehlerhafter Beobachtung, wovon man sich mit der grössten Leichtigkeit an jedem Flächenschnitt überzeugen kann. Noch deutlicher würde es sicherlich Herrn Dr. Köhne geworden sein, wenn er sich die kleine Mühe gegeben und einen Querschnitt hergestellt hätte. Auf einem solchen sieht man sofort, dass diese Falten von der Aussen- bis zur Innenwand der Zelle reichen und dieselben mit einander verbinden. Stellten sie aber aus den Seitenwandungen hervorragende, papillenartige Ausstülpungen dar, so würden sie in der Profilansicht als Zapfen, auf denjenigen Wänden aber, die man in der Fläche sieht, als Kreise erscheinen.

Was nun die Funktion jener Gebilde betrifft, — denn auch



darüber aussort sich Herr Dr. Köhne, wiewohl ich am Schlusse meiner Mittheilung sage, dass ich auf den anatomischen Bau und die physiologische Bedeutung derselben in der grösseren Abhandlung näher eingegangen sei — so kann ich mich mit der Ansicht desselben durchaus nicht einverstanden erklären. Er behauptet nämlich, ihre wichtigste Funktion bestehe darin, der Verbiegung der Blumenblätter Widerstand entgegenzusetzen, während dieselbe doch zweifelsohne in Einrichtungen gegen Collabens zu suchen ist. (Siehe vorstehende Abhandlung p. 436 ff.)

Herr Dr. Köhne sagt, dass die Zellhautfalten als T- oder Y-förmige Träger aufzufassen seien, die der Verbiegung eines Blumenblattes bedeutenden Widerstand entgegensetzten. Diese Träger liegen aber nicht etwa parallel zur Aussenfläche des Blattes, sondern sie stehen senkrecht zu derselben, können also nur als Füllungen wirken; die Gurtungen werden durch die Aussen- und Innenwände der Epidermiszellen dargestellt. Da es aber bei biegungsfest gebauten Organen besonders auf die Festigkeit und den rationellen Bau der Gurtungen ankommt und viel weniger auf die Beschaffenheit der Füllungen, welche aus zartwandigem Parenchym hergestellt sein können, so ist es mir unerfindlich, in welcher Weise Herr Dr. Köhne sich den Widerstand denkt, welchen jene Membranfalten den Biegungen des Blattes entgegensetzen. Eine Construction, wie sie hier in den Epidermiszellen mit zarten Aussen- und Innenwänden vorliegt, würde sich ungefähr vergleichen lassen mit einem dünnwandigen Kautschukschlauche, in welchen in gewissen Zwischenräumen Holzstäbchen eingesetzt wären; es ist sofort einleuchtend, dass auf diese Weise der zartwandige Kautschukschlauch keineswegs zu einem biegungsfesten Körper wird. Für die Biegungsfestigkeit der Blumenblätter können demnach jene Verdickungen unmöglich von Bedeutung sein.

Wenn Herr Dr. Köhne eine Unterstützung seiner Behauptung darin zu finden glaubt, dass die Falten und Rippen erst ziemlich spät, kurz vor Entfaltung der Blüthe auftreten, so könnte mit demselben Rechte diese Erscheinung auch als Beweis dafür benutzt werden, dass wir es hier mit Einrichtungen gegen Collaps, die also druckfest construiert sein müssen, zu thun haben. Denn weder einer Verbiegung, noch allzu starker Verdunstung sind die durch die

Kelchblätter geschützten, jugendlichen Blüthentheile ausgesetzt. Ganz dasselbe ist auch von den Basaltheilen der Blumenblätter, die zeit-  
 lebens von den Kelchblättern bedeckt bleiben, zu sagen. Diese That-  
 sache hängt vielmehr mit der ganzen Art und Weise der Ausbildung  
 der Blumenblätter zusammen, die, wie bekannt, im Verhältniss zu  
 den Geschlechtsorganen, in ihrer Entwicklung weit zurückbleiben  
 und erst kurz vor der völligen Geschlechtsreife der Staub- und  
 Fruchtblätter, durch energisches Wachsthum sich rasch vergrössern.

Wie übrigens dadurch, dass sich Falten nach dem Innern der  
 Epidermiszellen zu bilden, eine Geradestreckung der Blattorgane be-  
 wirkt werden kann, ist mir vollkommen unerklärlich. Da Herr  
 Dr. Köhne auf die Mechanik dieses Streckens nicht näher eingeht,  
 so kann ich hier eine Besprechung dieser Behauptung füglich unter-  
 lassen.

Am Schlusse seiner Abhandlung sagt Herr Dr. Köhne noch:  
 „Ich glaube hiernach die Ueberzeugung aussprechen zu dürfen, dass  
 eine fruchtbare Behandlung der von mir zusammengefassten Erschei-  
 nungen nur möglich sein wird, wenn man bei der Untersuchung  
 den mechanischen Gesichtspunkt niemals aus dem Auge verliert.“  
 Diese Ansicht ist ja an und für sich recht beherzigenswerth, aber  
 Herr Dr. Köhne hätte seine Ermahnung doch so lange noch zurück-  
 halten sollen, bis ihm meine Abhandlung in extenso vorgelegen  
 hätte. Auf Grund der von mir gegebenen vorläufigen Mitthei-  
 lung dürfte er wohl kaum dazu berechtigt gewesen sein.

### Figuren-Erklärung.

#### Tafel XXII.

Fig. 1. *Arrhostoxylum formosum*. Entwicklungszustände der Epidermis der Unterseite.

- a Epidermiszellen aus einer ganz jugendlichen Knospe.
- b Zellen aus einer älteren Knospe.
- c Zellen aus einer Knospe kurz vor ihrer Entfaltung.
- d Zellen aus einer völlig entwickelten Blüthe.



Fig. 2. Dasselbe von *Linum usitatissimum*.

Fig. 3. Epidermiszellen aus dem Mittelstück der geflügelten Blattstielbasis von *Todea barbara*.

l Intercellularlücken theils mit der Cuticula überspannt.

j Jugendzustände von solchen Lücken, vollständig mit der Cuticula bedeckt.

c Cuticula.

Fig. 4. *Cerastium grandiflorum*. Zickzackartig gebrochene Epidermiszellen mit Einschnürungen der Innenwand (e).

Fig. 5. *Pelargonium atrosanguineum*. Geradwandige Epidermiszellen mit keulenförmigen soliden Rippen.

Fig. 6. *Clarkia pulchella*. Oberhautzellen der Unterseite mit grossen schleifenartigen Lücken. Der Verlauf der Cuticularstreifung ist deutlich zu beobachten.

l Lücken.

c Cuticula.

Fig. 7. *Calceolaria fruticosa*. Tiefgebuchtete Oberhautzellen der Innenseite der Blüthe.

Fig. 8. *Erythrina crista galli*. Geradwandige Epidermiszellen mit Lücken (l).

#### Tafel XXIII.

Fig. 1. *Chorizema varium*. Gerippte Epidermiszellen mit Lücken.

l Grosse Lücke. Durch Verschmelzung mehrerer kleineren entstanden.

r Lücke, nur eine Rippe einnehmend.

c Cuticula mit radiären Streifungen.

p Spitze der Papille.

Fig. 2. *Anchusa italica*. Epidermiszellen mit grossen Rippen, welche nur in ihrem oberen Theile Lücken zeigen.

Fig. 3 und 4. Epidermiszellen von *Veronica saxatilis*.

Fig. 3. Unterseite. l = Lücken, c = Cuticula.

Fig. 4. Oberseite. l = Lücken, c = Cuticula, p = Spitze der Papille.

Fig. 5. *Lathyrus heterophyllus*. Epidermiszellen mit anormalen Spaltöffnungen.

a Normale Spaltöffnung (Zwilling).

b Spaltöffnung mit einer vollständig ausgebildeten und einer rudimentären Schliesszelle.

c völlig fehlgeschlagene Spaltöffnung.

d fehlgeschlagene Spaltöffnung, bei welcher beide Schliesszellen, wenn auch rudimentär, ausgebildet sind.

Fig. 6. a Fehlgeschlagene Spaltöffnung von *Veronica incana*.

Fig. 7. Aehnliche Bildung von *Phlox Drummondii*.

Fig. 8. Cuticularnetz von *Rosa caucasica*.

Fig. 9. Dasselbe im Querschnitt. c Cuticula.

Fig. 10. Cuticularnetz von *Jasminum fruticans* mit darunter sichtbaren Epidermiszellen.

c Cuticularrippen.

z Epidermiszellen.

Fig. 11. *Tagetes patula*. Querschnitt durch die papillöse Epidermis der Oberseite. Die punktierten Linien stellen das allmähliche Einsinken der Papillen dar.

p Papille.

b Basis der Zelle.

t Turgescenter Zustand der Papille.

c Collabirter Zustand derselben.

---



Anatomie der Vegetationsorgane von *Struthiopteris germanica* Willd. und *Pteris aquilina* L.

Von

P. Terletzki.

Mit Tafel XXIV—XXVI.

Um Irrthümer zu vermeiden, scheint es mir nöthig, zu erklären, in welcher Bedeutung ich in vorliegender Arbeit einige Bezeichnungen (z. B. „Gefässe“, „gefässartige Leitzellen“ etc.) gebrauche. Ich schliesse mich hierin im Allgemeinen der von R. Caspary vorgeschlagenen Benennungsweise an. (Siehe: R. Caspary, Ueber die Gefässbündel der Pflanzen. In den Monatsberichten der k. Akad. der Wissensch. zu Berlin 1862 — 10. Juli — p. 454.)

Ich bezeichne also als „Gefässe“ nur solche Reihen übereinander stehender Zellen, in welchen letztere mit einander durch offene Poren in offener Verbindung stehen. — Unter „gefässartigen Leitzellen“ (Ring-Leitzellen, Schrauben-Leitzellen etc.) verstehe ich Zellen, welche in derselben Weise verdickt sind, wie die Gefässe und ebenfalls gasförmigen Inhalt führen, jedoch geschlossen sind und mit einander nicht durch offene Poren communiciren.

Als „einfache Leitzellen“ bezeichne ich die in vielen Organen die Siebzellen vertretenden, wenig verdickten, unverholzten Zellen, welche als Inhalt stickstoffhaltige Substanzen führen, lang gestreckt sind und denen die Siebplatten fehlen. —

Was die zu den Untersuchungen benutzten optischen Hilfs-

mittel betrifft, so arbeitete ich mit einem Mikroskop von Seibert und Krafft (Wetzlar), dessen stärkstes Objektiv mit  $\frac{1}{12}$  Zoll Brennweite für „homogene Immersion“ bestimmt ist. Es konnte somit die besonders schwierige Frage nach dem Zusammenhang des Protoplasmas der Zellen mit entsprechenden Linsen bearbeitet werden.

Leider waren mir die neueren Veröffentlichungen von Janczewski<sup>1)</sup> und Russow<sup>2)</sup> über die Siebröhren bis jetzt nicht zugänglich, so dass ich sie in dieser Arbeit nicht benutzen konnte. Es wird daher von Interesse für den Leser sein, die von genannten Forschern gemachten Beobachtungen über die Siebzellen der Farne mit meinen, von ersteren unbeeinflussten, Ergebnissen zu vergleichen.

Während der Ausführung der Untersuchungen unterstützte mich Herr Prof. Dr. R. Caspary in Königsberg in der freundlichsten Weise in der Beschaffung von Material und Literatur. Es sei mir daher gestattet, demselben an diesem Orte meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. —

Ich werde jetzt die Ergebnisse meiner Arbeiten bei den einzelnen Organen der untersuchten Pflanzen besprechen.

## ***Struthiopteris germanica.***

### **Ausläufer.**

Der unterirdische Ausläufer ist nach aussen von einer braunen Rinde begrenzt; eine Epidermis besitzt er nur im jugendlichen Zustande. — Die Rinde besteht aus gestreckten, spitz endigenden, inhaltslosen Zellen, deren Wände dunkelbraun gefärbt und ziemlich stark verdickt sind. Die letzteren zeigen einfache, geschlossene,

1) Janczewski, E.: Rurki sitkowe. I, II, III, IV. — In den Sitzungsber. der k. Akad. d. Wissensch. zu Krakau. Mathem.-naturw. Sekt. Bd. VII 1880, Bd. VIII 1880, Bd. IX 1881. (In polnischer Sprache.)

2) Russow, E.: Ueber den Bau und die Entwicklung der Siebröhren, sowie den Bau und Entwicklung der sek. Rinde der Dikotylen und Gymnospermen. — In den Sitzungsber. der Dorpater Naturforscher-Ges., 1882, 17. Febr.



elliptische bis spaltenförmige Poren, die in linksläufiger Schraube stehen, und sind verholzt. Die äussersten Zelllagen der Rinde sind am dunkelsten gefärbt; nach innen zu werden die Rindenzellen heller und gehen in das farblose Parenchym des Stammes über. Dasselbe besteht aus polygonalen Zellen, welche ausser dem Wandbeleg von feinkörnigem Protoplasma Stärkekörner enthalten, welche im Herbst und Winter besonders reichlich vorhanden sind. Die Stärke ist jedoch nicht gleichmässig auf alle Zellen des Parenchyms vertheilt, sondern die in der Nähe der Leitbündel gelegenen Zellen sind gänzlich davon erfüllt, während die von den Leitbündeln entfernten, an der Rinde und in der Mitte des Stammes liegenden Zellen weit weniger Stärke enthalten.

Die Zellwände des Parenchyms sind unverholzt, mässig verdickt und haben rundliche bis elliptische Poren, welche bei oberflächlicher Untersuchung geschlossen erscheinen. Bei genauerem Studium mit den stärksten Linsen erkennt man auf der Flächenansicht der Wand (Taf. XXVI, Fig. 15), dass die Poren je nach ihrer Grösse einen oder mehrere rundliche dunkle Punkte zeigen. Die kleinsten Poren enthalten nur einen solchen, die grösseren elliptischen dagegen viele, so dass man hier ähnliche Bilder erhält, wie von den Siebzellen, nur in kleinerem Maassstabe. Diese Punktirung der Poren kann man aber nur dann wahrnehmen, wenn die betreffende Zelle angeschnitten und der Inhalt aus ihr herausgerissen ist.

Untersucht man, um zu erfahren, welch' Bau der Poren der Punktirung zu Grunde liegt, ohne weitere Hilfsmittel an Schnitten, so erhält man Bilder, wie Fig. 32; es fehlt meist jeder Aufschluss über diese Frage. Ich wandte nun nach Russow's Beispiel<sup>1)</sup> ein Quellung bewirkendes Verfahren an und zwar folgendes: Ich stellte eine grössere Menge Längsschnitte her und brachte sie in ein Uhrglas, welches Jod in Jodkalium-Lösung enthielt. Darin liess ich sie einige Minuten verweilen, darauf goss ich die Jodlösung sorgfältig ab, so dass die Schnitte nur noch feucht waren. Nun füllte ich das Uhrglas mit der für botanische Zwecke meist angewandten

1) E. Russow: Ueber den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen. In den Sitzungsber. der Dorpater Naturforscher-Ges. — September 1883, p. 5 u. 6.

Schwefelsäure ( $\frac{3}{4}$  conc. Schwefels.,  $\frac{1}{4}$  Wasser). Durch gelindes Schütteln sorgte ich dafür, dass die Schnitte nicht zusammenklebten und dass auf jeden einzelnen derselben die Säure allseitig einwirken konnte. Nachdem letzteres einige Minuten lang geschehen, wurden die Schnitte herausgenommen und in ein Uhrglas mit destillirtem Wasser gebracht. Dort liess ich sie einige Minuten verweilen, um die Säure zum grössten Theile zu entfernen und übertrug sie für ebenso lange Zeit in ein Uhrglas mit starker, wässeriger Lösung von Anilinblau. Schliesslich wurden die Schnitte noch für einige Minuten in destillirtes Wasser gethan, um die Farbstofflösung abzuspielen. Die so behandelten Präparate werden nun in Wasser auf den Objektträger gelegt und, mit einem Deckglase bedeckt, untersucht. Es finden sich dann fast stets einige Schnitte, welche in hohem Maasse gequollen und geeignet sind, über die Frage nach dem feineren Bau der Poren, der die Punktirung bedingt, Auskunft zu geben. Es sind fast in jedem Schnitte viele Zellen angeschnitten, so dass das Protoplasma gänzlich herausgerissen und entfernt ist. Andere Zellen werden dagegen unversehrt geblieben sein und noch das Protoplasma enthalten. Untersuchen wir zunächst die ersteren, leeren. Die Poren in den Längswänden zeigen Bilder wie Fig. 14. Man sieht die stark gequollene Zellwand (Schliesshaut, Mittellamelle) von kleinen, überaus engen Kanälchen durchsetzt. Diese sind es, welche in der Flächenansicht der Zellwand die Punktirung der Poren hervorbringen. — Präparate, welche dieses Verhältniss deutlich zeigen, erhält man jedoch selten an den entleerten Zellen; meist bleibt es hier zweifelhaft, ob die Schliesshaut von feinen Löchern durchsetzt ist oder nicht. —

Weit bessere und weiter gehende Aufschlüsse erhält man an den Zellen, die noch das Protoplasma enthalten (Fig. 15, 16, 17, 19, 20). Der Porenraum ist mit letzterem erfüllt und wenn die primäre Wand genügend gequollen ist, so sieht man auf's Deutlichste durch letztere hindurch einen oder mehrere sehr feine Fäden von Protoplasma treten, welche die beiden Zellen verbinden (Fig. 15, 16, 17, 19, 20). Diese Fäden sind fast stets feinkörnig und unterscheiden sich in ihrem Aussehen und in ihrem Verhalten gegen Färbemittel nicht von dem Protoplasma, welches sich in den Zellen befindet. Auf solche Weise steht das Protoplasma sämmt-



licher Zellen des Parenchyms durch deren Längs- und Querwände hindurch in Verbindung. Die Querwände zeigen nur insofern einen Unterschied von den Längswänden, als in denselben die Poren weit zahlreicher sind.

Zwischen den soeben besprochenen Zellen finden sich zahlreiche Zwischenzellräume von ziemlicher Grösse, welche untereinander in Verbindung stehen und sich netzartig durch das ganze Parenchym ziehen. Dieses Verhältniss tritt besonders auf Längsschnitten hervor. Auffallend ist nun aber der Umstand, dass diese Zwischenzellräume Protoplasma enthalten. Wenn man nämlich aus einem frischen (lebenden) Rhizom von *Struthiopteris* Schnitte macht und sie sofort untersucht, so findet man in den Zwischenzellräumen (vergl. Fig. 24 u. 34) eine farblose bis hellgelbliche, feinkörnige Substanz, welche sich im Aussehen nicht vom Protoplasma unterscheidet. Durch Jodpräparate wird sie gelb, durch das Millon'sche Reagens roth gefärbt. Ich glaube also, diese Substanz mit Recht als Protoplasma zu bezeichnen. Dasselbe erfüllt die kleineren Räume gänzlich, während die grösseren Zwischenzellräume ebenso wie die Zellen selbst nur einen Wandbeleg von Protoplasma enthalten. Einen Zellkern und Stärke, wie sie sich in den Zellen selbst finden, sah ich niemals in den Intercellularen. — Wenn ein Schnitt, der Obiges zeigt, einige Minuten auf dem Objektträger unter Wasser gelegen hat, beginnt der Inhalt der Zwischenzellräume sich zu bräunen und wird schliesslich dunkelbraun. Der Schnitt, welcher unmittelbar nach der Anfertigung weiss ist, erscheint später für das blosse Auge hellbraun. Dieselbe Erscheinung zeigt sich auch bei anderen Farnen (siehe weiter unten Seite 484).

Eine weitere, sehr bemerkenswerthe Thatsache ist folgende: Die Zellen des Parenchyms stehen nicht nur untereinander, wie oben gezeigt, durch die Quer- und Längswände hindurch in Zusammenhang, sondern es gehen auch von den Zellen offene Poren nach den Zwischenzellräumen. Das Protoplasma der letzteren steht mit dem der Zellen durch Fäden von derselben Substanz in Verbindung (vergl. Fig. 24 u. 34 nebst der Erklärung). Diese protoplasmatischen Fäden sind nach Anwendung des auf Seite 454, 455 beschriebenen Quellungsverfahrens sowohl an Längsschnitten

als an Querschnitten leicht nachzuweisen. Sie sind stets feinkörnig und haben etwa  $0,2-0,5 \mu$  Durchmesser. —

Auf das Vorkommen von Protoplasma in Zwischenzellräumen hat vor Kurzem bereits Russow<sup>1)</sup> aufmerksam gemacht. Er fand es in der jüngst ausgebildeten Region der Rinde bei einigen Pflanzen, ferner in dem Pulvinus von *Mimosa pudica*, in den Knospenschuppen von *Fraxinus* und im Rhizom von *Iris*. Er sagt davon:

„Entweder sind die Lumina der Interzellularen gänzlich erfüllt oder es liegt, zumal wenn die Lumina weit sind, ein zarter plasmatischer Belag den die Interzellularen begrenzenden Wandstücken der Zellen dicht an. Trotz vielfachen Suchens ist es mir nur einmal, bei *Acer*, geglückt (an einem tangentialen Schnitt), eine Verbindung des Zellplasma mit dem Interzellularplasma vermittelt feiner, die Membran durchsetzender Fäden wahrzunehmen.“ —

An vielen Schnitten fand ich die Zwischenzellräume theilweise ausser mit Protoplasma auch noch mit Luft erfüllt, so dass sie schwarz erschienen. Nach meinen Beobachtungen glaube ich aber annehmen zu müssen, dass die Luft erst beim Anfertigen der Schnitte hineingedrungen ist.

In dem beschriebenen Parenchym liegen die acht Leitbündel, jedes von einer Schutzscheide umgeben, annähernd in einen Kreis gestellt. Die Schutzscheide (Endodermis de Bary's) besteht aus einer einzigen Schicht (Fig. 1a) von langgestreckten, inhaltslosen Zellen, deren Gestalt ungefähr vierseitig prismatisch ist und welche mit horizontalen oder wenig geneigten Querwänden endigen. Die Zellen sind radial zum Leitbündel abgeplattet, so dass die tangentialen Wände grösser sind, als die radialen; die letzteren liegen ohne Zwischenzellräume aneinander und zeigen eine unregelmässige Wellung, welche man auf tangentialen Schnitten deutlich wahrnehmen kann, besonders nach Zusatz von Schwefelsäure. Die Wände der die Schutzscheide zusammensetzenden Zellen sind dünn, dunkelgelb bis hellbraun gefärbt, widerstehen der Einwirkung von concentrirter Schwefelsäure, sind somit verkorkt. Sie haben weder an den radialen Wänden, mit denen sie aneinandergrenzen, noch an den tangentialen, welche mit Parenchym zusammenstossen, Poren. Die

1) Russow, Zusammenhang des Protoplasma, p. 19 u. 20.



zeichnen sich durch sehr enges Lumen gegenüber den Treppenleitzellen aus und endigen mit sehr feiner Zuspitzung. Es fragt sich jetzt, ob diese Zellen mit einander durch offene Poren in offener Verbindung stehen, mithin echte Gefässe bilden oder ob sie geschlossen und nur Ring- und Schrauben-Leitzellen sind. Diese Frage konnte mit Hülfe von Schnitten nicht gelöst werden, da die Engheit der Zellen einen Schnitt, welcher deren Wände in genügender Länge vollständig bloslegt, unmöglich machte. Dagegen liessen macerirte Zellen die Entscheidung über die etwaige Geschlossenheit zu. Es wurden die Leitbündel mit chlors. Kali und Salpetersäure behufs möglicher Schonung der Gewebe nur soweit macerirt, dass sie gerade mit Hülfe von Nadeln in die Bestandtheile zerlegt werden konnten. Es wurden dann, wenn nöthig, unter Zuhülfenahme des Simplex, die schraubig und ringförmig verdickten Zellen möglichst isolirt und mit Chlorzinkjod blau gefärbt. Dann wurden sie der Beobachtung unterzogen und durch Rollen um ihre Längsachse gedreht, um sämmtliche Seiten nach einander zu Gesichte zu bekommen. Es zeigte sich dann, dass die Wände in ihrem ganzen Verlaufe geschlossen sind. Wir haben es also mit Schrauben-Leitzellen und Ring-Leitzellen und nicht mit Gefässen zu thun.

Was die Vertheilung der Schrauben- und Ring-Leitzellen-Gruppen im Holztheil betrifft, so liegen dieselben in der Nähe der beiden Enden des Holztheils. Fig. 1h.

Die Treppen-Leitzellen haben langgezogene, zur Axe der Zellen senkrecht stehende, schmale Poren mit ebenfalls langgezogenem und sehr schmalem Hof. Doch finden sich solche linealische Poren nur da, wo zwei Treppenzellen sich berühren, während dort, wo Treppenzellen an das mit ihnen untermischte Parenchym grenzen, rundliche Poren mit rundlichem Hof auftreten. Um zu erkennen, ob die Poren geschlossen oder offen sind, wurde das nachstehend beschriebene Verfahren angewandt, das Caspary<sup>1)</sup> angiebt; dasselbe erwies sich als das einzige, welches hier entscheidende Resultate liefert. Sämmtliche Versuche mit den verschiedensten Färbefarben ergaben gar keine oder doch schlechte Resultate. Es wurden

1) R. Caspary: Ueber Gefässe. — Monatsber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Berlin. 1862 — 10. Juli, p. 459.

nämlich feine Längsschnitte benutzt, in welchen eine Wand der in Rede stehenden Zellen gänzlich blossgelegt war, so dass sie die Flächenansicht darbot und weder über noch unter derselben sich Theile von anderen Zellen befanden. Einen Theil eines solchen gelungenen Schnittes zeigt Fig. 4.

So lange der Schnitt aber noch in Wasser lag, wurde er noch zu sehr aufgehell't, so dass ein etwa die Poren schliessendes Häutchen leicht übersehen werden konnte. Ich liess deshalb die Schnitte, mit einem Deckglase bedeckt, vollständig eintrocknen.<sup>1)</sup> Die so erhaltenen, trocken liegenden Präparate zeigen die zwischen den Verdickungsleisten liegenden Poren aufs deutlichste grau ausgefüllt. Wo der Schnitt eine Pore getroffen hat, sieht man das dieselbe schliessende Häutchen ebenfalls durchschnitten (Fig. 4). Durch dieses Verfahren erkannte ich, dass die sämtlichen Poren der Treppenzellen, auch die in der Nähe der Enden befindlichen, wo am ehesten eine Durchbrechung zu vermuthen war, geschlossen sind. Wir haben somit auch hier keine Gefässe, sondern nur Treppenleitzellen vor uns, welche wie die Gefässe der höheren Pflanzen gasförmigen Inhalt führen. Zuweilen findet man jedoch auch eine braune, körnige Masse in den Treppen-Leitzellen, über deren Reaktionen ich nichts Näheres anzugeben vermag. —

Nicht selten sind die Enden der Treppenzellen gabelförmig verästelt. —

Die zweite im Holztheil vorkommende Zellform ist das Parenchym. Die Zellen desselben haben ein kleines Lumen, sind in die Länge gestreckt, so dass sie 4—8 mal länger als weit sind, und haben stets wenig geneigte oder horizontale Querwände. Ihre Länge ist etwa  $\frac{1}{20}$  von der der Treppen-Leitzellen. Sie enthalten als Inhalt Protoplasma mit Kern und reichlich Stärkekörner, welche viel kleiner sind, als die Stärkekörner in dem ausserhalb der Schutzscheide liegenden Parenchym. Die Wände sind dünn, unverholzt und mit kleinen, rundlichen, ungehöften Poren versehen, welche auf

1) Es wurde bei Herstellung der in Rede stehenden Präparate stets destillirtes Wasser benutzt, damit beim Eintrocknen nicht etwaige Trocken-Rückstände aus dem Wasser die Poren verschliessen und das Resultat der Beobachtung beeinflussen konnten.



den Querwänden reichlicher als auf den Längswänden vorhanden sind. Von der Fläche gesehen, zeigen diese Poren, ähnlich wie das ausserhalb der Schutzscheide gelegenen Parenchyms (Fig. 1a) eine sehr zarte Punktirung. Die Ursache der letzteren sind hier protoplasmatische Fäden, welche die Inhalte der Zellen untereinander durch die Wände hindurch verbinden. Diese Fäden sind jedoch meist ausserordentlich dünn (nach meiner Schätzung 0,1 bis 0,2  $\mu$  Durchmesser) und daher schwer wahrnehmbar. Wenn die ganze Zellwand jedoch sehr stark gequollen ist (siehe das Verfallstadium auf Seite 454), so kann man die Fäden durch die ganze Wand hindurch verfolgen und sieht sie beiderseits direkt in das Protoplasma der betreffenden Zellen übergehen (Fig. 23). Die Substanz der Fäden ist theils sehr feinkörniges Protoplasma, theils eine homogene, durchsichtige Masse, welche ich nach ihren Reaktionen für Eiweiss halte.

Diese besprochenen, parenchymatischen Zellen (das „Amyloparenchym“ J. Troschel's bildend<sup>1)</sup>) liegen zwischen den Treppen-, Schraub- und Ring-Leitzellen (Tracheiden) reichlich zerstreut, so dass letztere dadurch zum Theil getrennt werden. Die Anordnung von gefässartigen Leitzellen und Parenchym ist jedoch eine solche, dass niemals einzelne der ersteren durch letzteres gänzlich von den übrigen gefässartigen Leitzellen abgetrennt werden. Umgekehrt stehen auch alle parenchymatischen Zellen unter einander in Berührung.<sup>2)</sup>

Es umgibt ferner eine fast im ganzen Umfange nur aus einer einzigen Zelllage bestehende Schicht des stärkeführenden Parenchyms die verholzten Leitzellen, dieselben von dem Basttheile trennend (Fig. 1b). Diese den Holztheil umschliessende Schicht von Parenchym, deren Zellen sich jedoch von den zwischen den verholzten Leitzellen liegenden nicht unterscheiden, nennt Russow<sup>3)</sup> Xylemscheide und rechnet sie zum Holztheile<sup>4)</sup>. Die zwischen den gefässartigen Leitzellen liegenden und dieselben umgebenden Parenchymzellen (incl. der Xylemscheide) nennt Russow<sup>5)</sup> Geleitzellen.

1) J. Troschel, l. c. p. 81.

2) Dasselbe Verhältniss weist Potonié für *Pteris aquilina*, *Alsophila mitchellii* und *Marattia laxa* nach. Siehe Potonié, l. c. p. 13–16.

3) Russow: Vergl. Unters. p. 3.

4) *ibid.* p. 8.

5) *ibid.* p. 7 und 8.

weil sie die ersteren bis in die äussersten Endigungen der Leitbündel geleiten. Diese Bezeichnung will auch ich anwenden.

Wo die Geleitzellen an gefässartige Leitzellen grenzen, haben sie geschlossene Poren.

Wie oben bereits erwähnt, begrenzt eine Schicht Geleitzellen (Xylemscheide) den Holztheil. Diese Schicht ist zum grössten Theile nur eine Zelle stark. Oft jedoch findet sich an einer, seltener an zwei Stellen in der Nähe der Enden des Holztheils und zwar stets ganz nahe den Schrauben- und Ringleitzellen, eine grössere Ansammlung von Parenchym. Fig. 1 bei n. Wenn sich der Holztheil, wie es oft der Fall ist, an einem Ende hakenförmig einkrümmt, so liegt stets an der concaven Seite der Krümmung eine solche Parenchym-Masse (Fig. 1). In der Mitte der letzteren zeichnet sich auf dem Querschnitt eine Gruppe von Zellen durch ihr grösseres Lumen aus (Fig. 1 n und Fig. 9 n). Auf dem Längsschnitte erkennt man, dass man es hier mit einem Strang eigenthümlich gebildeter Zellen zu thun hat (ähnlich der Fig. 9), der parallel dem Erstlingsholz läuft. Derselbe besteht aus Parenchym, das jedoch nicht wie die anderen Geleitzellen lang gestreckt, sondern etwa so lang als breit ist; ferner zeichnet sich dieses Gewebe durch grössere Zwischenzellräume aus, welche von den unregelmässig polyedrischen oder annähernd kugeligen Zellen gebildet werden. Diese hier in Rede stehenden Bildungen werde ich wegen der Form ihrer Zellen im Laufe meiner Arbeit als „Stumpfzell-Stränge“ oder auch, wo eine Verwechslung nicht möglich ist, abgekürzt als „Zellstränge“ bezeichnen.

Die Zellwände derselben sind wenig verdickt und zeigen eben solche Poren, als die eben beschriebenen Geleitzellen. —

Ähnliche Stumpfzellstränge scheinen bei den Farnen sehr verbreitet, bis jetzt jedoch wenig beachtet zu sein. Dippel bildet einen solchen Zellstrang von *Osmunda regalis*<sup>1 u. 2)</sup> und *Cyathea microlepis*<sup>3)</sup> ab und sagt davon:

1) Dippel: Mikroskop, II, p. 201 u. 202.

2) Dippel: Ueber die Zusammensetzung des Gefässbündels der Kryptogamen. Im aml. Bericht der 39. Naturforscher-Vers. zu Giessen 1864. — Giessen 1865. — Taf. IV, Fig. 12 u. 13.

3) ibidem.



weiteres Lumen als die übrigen Bündel-Parenchymzellen und ihre Wände sind derart unregelmässig aus- und eingebuchtet, dass grosse intercellularen zu Stande kommen. Es findet sich z. B. in dem Blattstiel von *Dicksonia antarctica*, *Blechnum Spicant*, *Asplenium angustifolium* u. s. w.“ —

Die von mir im Ausläufer von *Struthiopteris germanica* beobachteten Stumpfczellstränge enthielten als Inhalt neben geringen Resten von Protoplasma stets nur Stärke, und kann ich mich somit Dippel's Annahme, dass diese Gewebe zur Aufnahme von „Absonderungsprodukten“ bestimmt und den Harz-, Gummi- oder Milchsaftgängen der Phanerogamen an die Seite zu stellen sind, nicht anschliessen. Vielmehr bin ich der Ansicht, dass diese Stumpfczell-Stränge keine wesentlich andere Funktion als die Geleitzellen haben, da sie von diesen nur in Grösse und Form abweichen, aber im Bau der Wände und im Inhalt mit letzteren übereinstimmen.

Am Schlusse meiner Arbeit will ich auf diesen Gegenstand noch einmal zurückkommen und nachweisen, dass die fraglichen Zellstränge auch in anderen Farnen (z. B. *Osmunda*, *Cyathea*) nicht Harzgänge sind.

In obigem Citat rechnet Russow die Stumpfczellen-Stränge zum Basttheil. Meine Beobachtungen führen mich zur entgegengesetzten Ansicht, dass nämlich die Zellstränge eher zum Holztheil zu zählen sind: denn zuweilen grenzen die unregelmässig polyedrischen Zellen derselben direkt an die Schrauben- und Ringleitzellen, jedoch nie direkt an die Siebzellen und Bastzellen und sind von letzteren stets durch die Schicht von Parenchym getrennt, die Russow Xylemscheide nennt und noch zum Holztheil rechnet. Die Stumpfczell-Stränge liegen also eigentlich inmitten von Verbreiterungen der Xylemscheide. —

Russow's Angabe, dass in der Regel die an die fraglichen Zellstränge grenzenden Schrauben-Leitzellen sehr unregelmässig ausgebildete Schraubenbänder besitzen, fand ich auch bei *Struthiopteris* bestätigt; ebenso, dass in älteren Leitbündeln die Zellwände in den Zellsträngen bräunlich gefärbt sind.

Der Basttheil besteht aus drei Zellformen, welche sämmtlich

unverholzt bleiben, nämlich aus Siebzellen, Bastzellen und Geleitzellen.

Die Siebzellen (das Leptom Haberlandt's bildend<sup>1)</sup>) zeichnen sich auf Querschnitten durch ihr grosses Lumen von den übrigen Bestandtheilen des Basttheils aus und sind auf den beiden langen Seiten des Holztheils zu Gruppen vereinigt, deren Querschnitt lang gestreckt ist (Fig. 1 f.). An den beiden zur Axe des Ausläufers tangentialen Enden des Holztheils finden sich keine Siebzellen. Die letzteren sind ca. 1—2 mm lang und endigen in ähnlicher Weise, wie die Treppen-Leitzellen. Sie keilen sich nämlich mit spitzen Enden zwischen einander, so dass keine deutlichen Querwände, sondern nur Längswände vorhanden sind. Die Wände sind stark verdickt und bestehen aus zwei, meist ziemlich scharf abgegrenzten Schichten. Die äussere, vom Lumen der Zelle entferntere Schicht (Fig. 29, 30x) ist schwach lichtbrechend und in Aetzkali-Lösung sowie in Chlorzinkjod sehr stark quellbar. Das letztere Reagens färbt sie graublau und heller als die andere Schicht. Die dem Zelllumen zugekehrte Schicht ist dünner als die andere, stärker lichtbrechend und wird durch Chlorzinkjod dunkelviolet.

Die Zellwände haben ziemlich grosse Poren, d. h. verdünnte Stellen. Die letzteren sind meist unregelmässig über die Wand zerstreut und haben dann eine rundliche oder länglich runde, an einem Ende etwas zugespitzte Form. Oefters ist jedoch auch die ganze Zellwand dicht mit grossen Poren besetzt; dieselben sind dann senkrecht zur Längsachse der Zelle gestreckt, fast stets nach dem einen Ende sich verschmälernd, und lassen nur schmale stark verdickte Streifen der Wand zwischen sich. — Auch in den Poren zeigt die Zellwand deutlich die beiden Schichten (Fig. 29, 30).

Von der Fläche gesehen, zeigen die Poren bei Benutzung sehr starker Objektive eine zarte, dichte Punktirung, so dass sie den Siebplatten der Phanerogamen ähnlich erscheinen.

Der Inhalt der Siebzellen ist sehr charakteristisch und scheint bei sämtlichen Farnen der gleiche zu sein. Er besteht nämlich zum grössten Theil aus einer wässrigen, klaren Flüssigkeit. Nur an den Wänden findet sich ein durch Jod gelb werdender Wand-

1) Haberlandt, l. c. p. 357.



belag von feinkörnigem Protoplasma, in welchem sich sehr zahlreiche kleine, rundliche Körnchen eingebettet finden, welche der Wand sehr fest anhaften (Fig. 26, 29, 30). Diese Körnchen sind stark lichtbrechend, werden durch Jod gelb, durch Chlorzinkjod braun; durch Aetzkali-Lösung quellen sie wenig und verlieren etwas die scharfen Umrisse, ohne jedoch gelöst zu werden. Chlorzinkjod ruft keine merkliche Quellung hervor. Die Substanz der Körnchen ist somit eiweissartig. —

Stärke fand ich niemals in den Siebzellen. —

Was nun den feineren Bau der Siebfelder betrifft, welcher die Punktirung hervorruft, so konnte ich denselben nur nach Quellung und Färbung in der auf Seite 454 angegebenen Weise erkennen. Es durchziehen nämlich sehr zahlreiche, ausserordentlich enge Kanäle die Wand und durch dieselben treten Fäden von eiweissartiger Substanz hindurch, welche das Protoplasma der Siebzellen unter einander verbinden (Fig. 27). Diese Fäden zeigen keine Körnung und scheinen aus homogenem Eiweiss zu bestehen. Ihren Durchmesser fand ich  $0,3 \mu$  niemals überschreitend, sie sind daher auch sehr schwer wahrnehmbar und Russow<sup>1)</sup> giebt an, dass es ihm nicht gelungen sei, die Verbindungsfäden in den Siebfeldern der Pteridophyten nachzuweisen. — Meist sah ich die Fäden nicht im ganzen Verlaufe gleichmässig dick, sondern sie zeigten an zwei Stellen, welche etwa um je  $\frac{1}{3}$  der Länge des Fadens von dessen Enden abstehen, Anschwellungen. Diese letzteren stehen in allen Fäden gleich, so dass sie also zwei parallele Streifen in der Wand bilden (Fig. 27). Ob diese Anschwellungen auch im natürlichen Zustande vorhanden oder erst durch die Quellung hervorgebracht sind, muss ich einstweilen noch unentschieden lassen. Ersteres scheint mir wahrscheinlicher.

Auf die geschilderte Weise stehen die Siebzellen unter einander in Verbindung. Letztere besteht jedoch auch zwischen den Siebzellen und den angrenzenden Geleitzellen. Die Art des Zusammenhanges zwischen den beiden letzten Zellformen ist fast ganz dieselbe wie zwischen den Siebzellen unter sich (wie oben beschrieben). Die Abbildungen 22, 25, 31

1) Russow: Zusammenhang des Protoplasma, p. 12.

zeigen derartige Präparate. Die verbindenden Fäden bestehen in der Mitte stets aus homogenem Eiweiss, an den Enden sind sie zuweilen feinkörnig (Fig. 25).

Zuweilen fand ich einzelne Siebfelder, welche durch Chlorzinkjod dunkelgelb gefärbt wurden. Von *Pteris aquilina* erwähnt Russow<sup>1)</sup> dasselbe:

„Ferner sei noch erwähnt, dass bei letztgenanntem Farn die Siebplatten der Siebröhren sich in mehreren Fällen auf Zusatz von Chlorzinkjod dunkelgelb färbten, welche Erscheinung ihren Grund in einer Durchtränkung der Siebplatten mit Eiweiss-Substanzen haben mag.“

Ich bin infolge meiner Beobachtungen geneigt, anzunehmen, dass dieses Gelbwerden der Siebplatten durch Chlorzinkjod nicht von einer Durchtränkung mit Eiweiss herrührt, sondern von einer eiweissartigen Schicht, welche die Siebporen bedeckt. —

Den zweiten Bestandtheil des Basttheils bilden die eigentlichen Bastzellen. Dieselben sind zu einem geschlossenen Ring (Fig. 1d) vereinigt, welcher den Umrissen des Leitbündels nahezu parallel läuft und direkt auf die Siebzellen nach aussen hin folgt. In Leitbündeln mit kleinem Querschnitt ist dieser Bastzellen-Ring öfters an den beiden Enden des Holztheils, dort, wo der Basttheil die geringste Mächtigkeit hat, unterbrochen, so dass dann an diesen Stellen Siebzellen und Bastzellen fehlen und nur noch das Parenchym des Basttheils vorhanden ist.

Auf Querschnitten zeichnen sich die Bastzellen durch sehr enge, inhaltslose Lumina aus, sowie dadurch, dass ihre Wände meist stärker als die anderen Bestandtheile des Basttheils verdickt und auch öfters gelblich gefärbt sind. Sie sind lang gestreckt, spitz endigend, ohne unterscheidbare Querwände. Die Längswände sind mit wenig zahlreichen, kleinen, spaltenförmigen und geschlossenen Poren versehen, welche zur Längsachse der Zellen geneigt stehen und in linksläufiger Schraube angeordnet sind. Die Zellen stehen weder unter einander, noch mit den Siebzellen und den Geleitzellen in offener Verbindung. — Da die besprochenen Bastzellen sich im

1) Russow: Vergl. Unters., p. 102.



Basttheil zuerst bilden, nennt Russow<sup>1)</sup> die Protophloënzellen oder Erstlings-Bastzellen. — Dippel<sup>2)</sup> weist zuerst darauf hin, dass diese Zellen den sogen. echten Bastzellen der höheren Pflanzen entsprechen. Russow dagegen hält die in Rede stehenden Zellen für den Siebzellen nächst verwandte Gebilde, welche sich von diesen nur in Bezug auf die zeitliche Ausbildung unterscheiden. Diese Ansicht scheint mir gänzlich unbegründet, denn die Erstlings-Bastzellen unterscheiden sich von den Siebzellen ausser durch ihr früheres Auftreten durch ihren ganz abweichenden Bau und ihren Inhalt. Die Bastzellen sind stets viel enger als die Siebzellen. Ihre Wände sind nicht aus zwei so sehr verschiedenen Schichten zusammengesetzt. Sie zeigen nicht die für die Siebzellen charakteristischen Siebporen, sondern spärliche, sehr kleine, spaltenförmige Poren, die wie bei den Bastzellen der Phanerogamen in der Richtung einer linksläufigen Schraube stehen. Russow sagt allerdings, dass einzelne der Protophloënzellen zuweilen, doch selten, Gittertüpfelung zeigen. Ich bin nun der Ansicht, dass Russow unter dem Namen Protophloëm zwei verschiedene Zellformen zusammengefasst hat; dass nämlich seine Protophloënzellen mit Gittertüpfelung nichts anderes als enge Siebzellen sind, während seine Protophloënzellen ohne Siebporen den Elementen entsprechen, welche ich mit Dippel für Bastzellen halte. Potonié bildet eine sogen. Protophloënzelle von *Dicksonia antarctica*<sup>3)</sup> ab, welche nach der Abbildung ganz unzweifelhaft eine enge Siebzelle und daher auch als solche und nicht als Protophloëm zu bezeichnen ist. Der von Potonié vorgeschlagene Name Protopleptom<sup>4)</sup> scheint mir daher ebenso überflüssig wie die Bezeichnung Protophloëm. — Schliesslich fehlt den von mir als Bastzellen bezeichneten Elementen stets der für die Siebzellen der Farne so charakteristische Inhalt, nämlich der protoplasmatische Wandbelag mit den stark lichtbrechenden Körnchen. Der ganze Bau der sogen. Protophloënzellen ohne Gittertüpfelung weist darauf hin, dass sie ebenso wie die echten Bastzellen nur als mechanische Stütze der

1) Russow: Vergl. Unters., p. 4, 5, 6.

2) Dippel: Mikroskop II, p. 200 u. 201.

3) Potonié, l. c. Fig. 5.

4) Potonié, l. c. p. 21, 22.

umgebenden Gewebe dienen können. Ich halte somit die Bastzellen der Farne für gänzlich verschieden von den Siebzellen derselben und den echten Bastzellen der Phanerogamen analog. —

Als dritte an der Zusammensetzung des Basttheils sich betheiligende Zellform tritt Parenchym auf, welches einen die Bastzellen umgebenden Ring bildet, der nach aussen an die Schutzscheide grenzt (Fig. 1c). Diese den Basttheil abgrenzende Zellschicht wird von Russow<sup>1)</sup> Phloëmscheide genannt. Sie ist stets im ganzen Umfange des Leitbündels entwickelt und niemals an einzelnen Stellen unterbrochen, wie zuweilen die Bastzellen-Schicht. An den Stellen, wo der Basttheil die grösste Mächtigkeit besitzt, ist auch das Parenchym am stärksten, bis drei Zellen breit, während es an den schmalsten Stellen nur eine Zelle stark ist. — Die einzelnen Zellen dieser Schicht haben ein etwas grösseres Lumen und stärker verdickte Wände als die Geleitzellen des Holztheils. Als Inhalt führen sie ausser etwas Protoplasma Stärke. Ersteres steht in sämtlichen Zellen der Phloëmscheide durch deren Wände hindurch in Verbindung. Es gehen ganz ähnlich, wie bei dem ausserhalb der Schutzscheide liegenden Parenchym, zarte, protoplasmatische Fäden durch die offenen Poren hindurch von Zelle zu Zelle, welche das Protoplasma derselben in Zusammenhang setzen. Diese dünnen, verbindenden Fäden sind hier, ebenso wie bei sämtlichen anderen Zellen bei *Struthiopteris*, nur nach starker Quellung der Zellwände nach dem auf Seite 454 angegebenen Verfahren nachzuweisen. — Mit anderen Zellen (Bastzellen, Schutzscheide) stehen die Zellen der „Phloëmscheide“ nicht in offener Verbindung. —

Einen Ueberblick über die ganze Anordnung der verschiedenen Bestandtheile des Leitbündels gewährt die halb schematische Abbildung eines Querschnitts durch das Leitbündel (Fig. 1).

#### Stamm.

Da die Internodien im verticalen Stamm viel kürzer als im Ausläufer sind, erhält das System der Leitbündel hier ein etwas

1) Russow: Vergl. Unters., p. 4.



anderes Aussehen. Die einzelnen Leitbündel jedoch, sowie das Parenchym mit der Rinde sind auch im verticalen Stamm ganz so beschaffen, wie im Ausläufer.

#### Wurzel.

Ein einschichtiges Epiblemma begrenzt die Wurzel nach aussen. Die darunter liegende Rinde besteht aus braunem Prosenchym, dessen Wände mässig verdickt, verholzt und mit ungehöften, länglich runden bis spaltenförmigen Poren versehen sind. Der Inhalt dieses Gewebes besteht aus ein wenig Protoplasma und Stärke. Er steht in den einzelnen Zellen durch deren Wände hindurch mittelst körniger Protoplasma-Fäden mit dem Inhalt der benachbarten Zellen in derselben Weise in Zusammenhang, wie es auf Seite 455 vom Parenchym im Rhizom von *Struthiopteris* beschrieben wurde.

Eine einschichtige Schutzscheide (Fig. 2a) trennt das centrale, rundliche bis elliptische Leitbündel von der Rinde. Die erstere ist hier genau so beschaffen, wie im Rhizom (siehe Seite 457).

Die Mitte des Leitbündels wird von verholzten, gefässartigen Treppen-Leitzellen (Fig. 2i) eingenommen. Die zuletzt gebildeten derselben liegen in der Mitte; sie sind die weitesten und kürzesten und haben sehr stark geneigte Querwände. Die älteren Treppen-Leitzellen liegen mehr nach den beiden Enden des Holztheils hin; sie sind enger, länger und endigen mit allmäliger Zuspitzung ohne Querwand. Sämmtliche Treppen-Leitzellen sind geschlossen und sind fast ganz so gebaut, wie die Treppen-Leitzellen des Stammes, nur haben sie zum Theil grössere Porenhöfe.

Die ältesten gefässartigen Leitzellen sind auch hier die Ring- und Schrauben-Leitzellen, welche ebenfalls verholzt sind. Dieselben liegen stets in zwei kleinen Gruppen an den beiden Enden des Holztheils (Fig. 2h). Sie besitzen sehr enge Lumina, bedeutende Länge und endigen spitz. In ihrem ganzen Verlaufe sind sie geschlossen. Es besitzt also auch die Wurzel von *Struthiopteris germanica* keine Gefässe, sondern nur gefässartige Leitzellen.

Diese verholzten Bestandtheile des Leitbündels sind von unverholztem Parenchym, Geleitzellen, rings umgeben (Fig. 2b, Xylemscheide Russow's). Es sind das enge, zartwandige Zellen, die um

nur wenige Male länger als weit sind. Sie haben horizontale Querwände und spärliche, seichte, rundliche Poren auf den Längswänden. Auf den Querwänden sind die Poren weit zahlreicher. — In der Flächenansicht zeigen die Poren zarte Punktirung, von den protoplasmatischen Fäden herrührend, die die Zellen verbinden. Es gilt hier für die Geleitzellen alles, was auf Seite 461 von den Geleitzellen im Rhizom gesagt ist. Ihr Inhalt besteht neben Protoplasma aus Stärke, die feinkörniger als die Stärke in der Rinde ist.

Zu beiden Seiten des Holztheils liegt je ein schmaler, bogenförmiger Streifen von einfachen Leitzellen (Fig. 2g). Dieselben zeichnen sich vor dem umgebenden Parenchym nicht durch grössere Lumina aus, sondern sie sind etwa ebenso weit als dieses. Sie unterscheiden sich auf Querschnitten dadurch von den Geleitzellen, dass sie leer erscheinen und nur an der Zellwand kleine Körnchen zeigen, die durch Jod gelb werden, wogegen das Parenchym mit Stärke erfüllt ist, die durch Jod blau wird.

Die einfachen Leitzellen sind sehr lang gestreckt, dünnwandig und unverholzt. Sie endigen spitz, besitzen also keine Querwände; die Längswände sind glatt und zeigen keine Siebplatten. Der Inhalt besteht aus einem ähnlichen dünnen Wandbelag, wie in den Siebzellen des Rhizoms. In einer sehr dünnen Schicht feinkörnigen Protoplasmas, das der Wand anliegt und durch Jod gelblich gefärbt wird, liegen nicht besonders zahlreiche, kleine, rundliche, stark lichtbrechende Körnchen, die der Wand sehr fest anhaften (vergleiche Fig. 11). Diese Körnchen zeigen hier dieselben Reaktionen, wie die Körnchen im Inhalte der Siebzellen des Ausläufers. Sie werden durch Jod gelb, durch Chlorzinkjod braun gefärbt und quellen in Kalilauge, ohne gelöst zu werden.

Poren fand ich nicht in den einfachen Leitzellen und es gelang mir nicht, nachzuweisen, dass der Inhalt derselben mit dem der benachbarten Zellen in Verbindung steht. Doch scheint es mir unwahrscheinlich, dass gerade die einfachen Leitzellen gänzlich geschlossen sein sollten. Vielleicht sind die Fäden des Protoplasma, welche möglicherweise durch die Wand gehen, sehr dünn, so dass sie sich der Beobachtung entziehen.

Stärke fand ich niemals in den einfachen Leitzellen.

Die bis jetzt erwähnten Bestandtheile des Wurzel-Leitbündels



werden ringsum von Parenchym umgeben, das den Raum zwischen denselben und der Schutzscheide ausfüllt (Fig. 2c). Dieses Parenchym (Phloëmscheide) bildet eine zwei bis drei Zellen starke Schicht. Die einzelnen Zellen desselben sind grösser und etwas stärker verdickt, als das die gefässartigen Leitzellen umgebende Parenchym. Im Uebrigen gleichen sie dem letzteren vollständig und führen auch denselben Inhalt (Stärke). Es steht auch das Protoplasma dieser Zellen unter einander mittelst körniger Protoplasmafäden in Zusammenhang, die die Wände durchsetzen.

Die auf Seite 463 beschriebenen Stumpfccl-Stränge, die sich in den Leitbündeln des Rhizoms befinden, sind niemals in der Wurzel vorhanden.

Bastzellen finden sich in dem Hauptverlauf der Wurzel nicht; nur an der Basis der Wurzeln, in unmittelbarer Nähe des Stammes, treten auch wenige Bastzellen auf. Dieselben bilden auf dem Querschnitt zwei vielfach unterbrochene, schmale Streifen, welche jeden der beiden Bogen von einfachen Leitzellen auf deren äusserer Seite begleiten. Diese Bastzellen sind überaus eng, lang gestreckt und spitz endigend. Sie sind inhaltslos und haben unverholzte Wände mit spaltförmigen, geschlossenen Poren, ähnlich den Bastzellen des Stammes.

Da die die Siebzellen vertretenden einfachen Leitzellen in zwei Gruppen an den Seiten des Holztheils liegen und denselben nicht rings umgeben (Fig. 2), so ist auch das Leitbündel der Wurzel von *Struthiopteris germanica* nicht concentrisch, sondern bicollateral zu nennen.

#### Unfruchtbarer Blattstiel.

Die Epidermis, die Rinde und das Parenchym des Blattstiels sind an allen Stellen des letzteren gleich beschaffen, die Leitbündel dagegen zeigen in verschiedenen Höhen desselben eine etwas verschiedene Ausbildung.

Der Blattstiel enthält in seinem untersten Theile von etwa rhombischem Querschnitt zwei Leitbündel von annähernd rundlichem Querschnitt. Etwas weiter oben sind die beiden Leitbündel bandförmig, haben also längliche Querschnitte. Diese beiden Leitbündel

vereinigen sich etwa in der Mitte des Blattstiels zu einem tief rinnenförmigen. Gegen die Spitze des Blattstiels wird das rinnenförmige Leitbündel allmählig flacher.

So verschieden nun auch in den verschiedenen Theilen des Blattstiels die Gestalt und Anordnung der Leitbündel ist, so stimmen die letzteren in ihrem anatomischen Bau sehr überein. Es setzen an sämtlichen Stellen dieselben Elemente das Leitbündel zusammen, nur ihre Anordnung ist infolge der mannigfachen Gestalt der letzteren eine unwesentlich verschiedene. Deshalb glaube ich mich auf die Beschreibung der Anatomie einer mittleren Partie des Blattstiels beschränken zu dürfen.

Der hier rinnenförmige Blattstiel ist nach aussen durch eine einschichtige, verholzte Epidermis begrenzt, auf welche eine Zone prosenchymatischer, stark verdickter und verholzter Rindenzellen folgt. Dieselben sind schwach gelblich gefärbt, haben reichlich kleine, geschlossene, unbehöftete Poren und sind inhaltslos.

Auf die Rindenzellen folgt nach innen zu das Parenchym. Dieses enthält im Frühjahr ausser Protoplasma Chlorophyll und Krystalle. In späterer Jahreszeit enthält es ausserdem noch etwas Stärke. Die Zellwände des Parenchyms sind dünn, unverholzt und haben kleine, rundliche, ungehöftete Poren. Von der Fläche gesehen, zeigen dieselben eine sehr feine Punktirung (ähnlich Fig. 13). Nach Anwendung von starker Quellung und Färbung (siehe Seite 454) erkennt man, dass auch hier die Zellen mit einander durch die Wände hindurch zusammenhängen. Die zarten Protoplasma-Fäden, welche den protoplasmatischen Wandbelag der Zellen verbinden, sind feinkörnig und den auf Seite 455 beschriebenen im Parenchym des Rhizoms ganz ähnlich. Ich verweise daher auf die dort gemachten Angaben und die dort gegebenen Abbildungen. Die Zellen des Parenchyms zeigen Zwischenzellräume, welche jedoch nicht so gross sind, als im Rhizom. In diesen Zwischenzellräumen fand ich meist ebenfalls Protoplasma, doch gelang es mir bis jetzt nicht, den Zusammenhang des letzteren mit dem Plasma in den Zellen nachzuweisen. Es scheint mir jedoch sehr wahrscheinlich, dass die Zwischenzellräume auch hier mit den Zellen in offener Verbindung stehen.

Die Zellen des Parenchyms sind auffallend reich an meist gut



ausgebildeten Krystallen, so dass fast in jeder der ersteren mehrere der letzteren liegen. Herr Prof. Dr. Bauer hatte die Güte, die Krystalle behufs Feststellung des Krystallsystems näher zu untersuchen. Es ergab sich aus der Lage der optischen Axen und aus den Winkel-Verhältnissen, dass die Krystalle nur dem rhombischen oder monoklinen System angehören können. Die mikrochemische Untersuchung wies auf oxalsauren Kalk; da dieser nur im quadratischen und monoklinen System krystallisirt bekannt ist, so ist anzunehmen, dass wir hier die mit zwei Molekülen Wasser krystallisierende Modifikation ( $\text{Ca C}_2\text{O}_4 + 2 \text{aq}$ ) vor uns haben. Die Gestalt der Krystalle ist meist die von sechseitigen Tafeln. Dem quadratischen System angehörende Krystalle, wie sie sich im Blattstiel von *Pteris aquilina* finden, sah ich in *Struthiopteris* niemals.

Die der Schutzscheide anliegende Zellschicht des besprochenen Parenchyms ist an den der Schutzscheide zugekehrten Wänden stärker verdickt, verholzt und intensiv braun gefärbt (Fig. 30). Sie ist im Uebrigen ganz so ausgebildet, wie das andere Parenchym des Stengels; infolge der Verdickung und Verholzung hat sie aber eine bedeutende Festigkeit erlangt, so dass ich die von Russow<sup>1)</sup> gebrauchte Bezeichnung Stützscheide sehr bezeichnend finde. Diese Stützscheide ist im Blattstiel von *Struthiopteris germanica* jedoch meist nur an einzelnen Stellen des Leitbündel-Umfanges vorhanden, wie in Fig. 30, seltener umgibt sie das Leitbündel ganz.

Eine einschichtige Schutzscheide (Fig. 3a) grenzt das Parenchym gegen das Leitbündel ab. Dieselbe besteht aus inhaltslosen, prismatischen, stumpf endigenden Zellen mit dünnen, gelblich gefärbten Wänden ohne Poren. Die radialen Wände sind stark verkorkt, die anderen wenig oder garnicht. Die ersteren sind unregelmässig gewellt und zeigen auf Querschnitten den sog. Casparyschen Fleck.

Das Leitbündel hat einen annähernd u-förmigen Querschnitt (Fig. 3). Der Holztheil nimmt die Mitte ein, seine Umrisse folgen jedoch nicht denen des ganzen Leitbündels, sondern an den beiden Enden krümmt sich der Holztheil einwärts (Fig. 3). Letztere Zeichnung giebt eine Uebersicht über den Aufbau des Leitbündels.

1) Russow: Vergl. Unters., p. 81.

Der Holztheil besteht aus verholzten, gefässartigen Leitzellen, untermischt mit unverholzten Geleitzellen. Die ersteren zeigen ring-, schrauben-, netz- und treppenförmige Verdickung. Die zuerst sich ausbildenden Leitzellen sind ring- und schraubenförmig verdickt und haben ein etwas engeres Lumen als die Treppen-Leitzellen, sind jedoch nicht so eng und nicht so spärlich vorhanden, als die Ring- und Schrauben-Leitzellen im Ausläufer. Diese Erstlings-Holzzellen liegen in 4–5 kleinen Gruppen an bestimmten Stellen des Umfanges des Holztheils, wie Fig. 3h zeigt und zwar stets an der inneren Seite der Winkel, welche durch Umbiegung des Holztheils gebildet werden. — Um zu erkennen, ob die in Rede stehenden ring- und schraubenförmig verdickten Zellen geschlossen sind oder nicht, wurden Macerations-Präparate in der Weise benutzt, wie auf Seite 460 beschrieben. Es ergab sich, dass die Erstlings-Holzzellen spitz endigen, Längs- und Querwand nicht unterscheiden lassen und im ganzen Verlaufe geschlossen sind, mithin keine Gefässe bilden.

Die später als die eben beschriebenen Zellen ausgebildeten, verholzten Bestandtheile des Holztheils zeigen netz- und treppenförmige Verdickung, sind von bedeutender Länge und endigen spitz, indem sich ihre Enden meisselförmig ineinander keilen, so dass auch hier Querwände nicht vorhanden sind. Geeignete zarte Längsschnitte, wie auf Seite 461 angegeben behandelt, zeigen, dass die Poren der Treppen- und Netz-Leitzellen überall durch eine zarte Haut geschlossen sind. Es finden sich also auch im Blattstiel, wie in allen anderen Organen von *Struthiopteris germanica*, keine Gefässe.

Sachs sagt dagegen in seinem Lehrbuche der Botanik<sup>1)</sup>:

„Wenn die Querwände der einzelnen Gefässzellen sehr schief gestellt sind, so nehmen die letzteren ein prosenchymatisches Aussehen an und in je höherem Grade dies der Fall ist, desto mehr erscheint das Gefäss in seiner Ganzheit unterbrochen; im Xylem der Farne ist dies oft in so hohem Grade der Fall, dass man nach Isolirung der einzelnen Zellen durch Maceration überhaupt nicht die Glieder von Gefässen, sondern spindelförmiges Prosenchym zu finden glaubt; doch kommen auch hier allerlei Uebergänge zu den typischen, leiterförmigen Querwänden vor. Die Gefässe mit prosenchymatischen

1) J. Sachs: Lehrb. d. Bot., 4. Aufl., p. 119.



Gliedern bilden nun den unmittelbaren Uebergang zu den gefässartigen Holzzellen (Tracheiden); ist die Form der Zellen derart, dass ein Unterschied von Längs- und Querwand nicht mehr hervortritt, so sind die Perforationen der über- und der neben einander liegenden Zellen der Form nach nicht mehr verschieden, es treten nicht mehr einzelne Zellreihen in besonders ausgezeichneter Weise als continuirliche Röhren hervor, aber ganze Zellencomplexe (Stränge u. s. w.) stehen durch offene gehöfte Tüpfel unter einander in offener Verbindung.“

Ferner sagt Sachs in der Anmerkung zu obigen Zeilen:

„Dippel's Beobachtungen an Kryptogamen und die ganze oben gegebene Darstellung der Gefässbildung, ihr Uebergang zu den Tracheiden und zumal die Thatsache, dass alle luftführenden, trachealen Formen offen gehöfte Tüpfel haben, also auch, wenn die prosenchymatischen Glieder eines Gefässes nicht durch grosse Löcher, sondern durch enge Spalten u. s. w. verbunden sind, in offener Verbindung stehen (also nicht geschlossene Zellen sind, wie Caspary meint), lassen Caspary's Annahme des Mangels der Gefässe bei den Kryptogamen und vielen Phanerogamen als unrichtig erscheinen (vergl. Caspary, in den Monatsberichten d. k. Akademie der Wissensch. in Berlin, 1862, 10. Juli).“

An einer anderen Stelle sagt Sachs<sup>1)</sup>:

Stellen auf diese Weise die echten Holzgefässe luftführende Röhren dar, deren einzelne Theile früher geschlossene Zellen waren, so communiciren dieselben auch seitwärts untereinander durch die früher beschriebenen, offenen, gehöften Tüpfel; diese seitliche Communication ist bei den prosenchymatisch gelagerten Tracheiden, z. B. denen der Coniferen und denen der Farne sogar die einzige, da bei den oben und unten zugespitzten Zellen eigentliche Querwände, welche ganz durchbrochen werden könnten, gar nicht vorhanden sind.“

Sachs behauptet also im Gegensatz zu Caspary, dass sämtliche Farne Gefässe haben. Für *Pteris aquilina*<sup>2)</sup> (vergl. S. 485)

1) Sachs: Lehrb. d. Bot., 4. Aufl., p. 91.

2) Dippel: Mikroskop II, p. 199. — Ferner Dippel im amtlichen Bericht der 39. Naturf.-Vers. p. 142.

und die Wurzel von *Aspidium Filix femina*<sup>1)</sup> ist allerdings, für erstere durch Dippel und für letztere durch Russow, das Vorhandensein wahrer Gefässe nachgewiesen worden. Caspary<sup>2)</sup> dagegen wies von *Balanium Karstenianum*, *Aspidium Filix mas* und *Alsophila gigantea*, welche er untersuchte, nach, dass denselben die Gefässe fehlen und dass die Poren der verholzten Leitzellen in deren ganzem Verlaufe geschlossen sind.<sup>3)</sup> — Sachs glaubt, dass beim Mangel deutlicher Querwände ganze „Zellencomplexe“ mit einander durch offene Poren in offener, seitlicher Verbindung stehen, dass also die spaltenförmigen, engen Poren der Treppen-Leitzellen der Farne offen sind. Das ist vollkommen unrichtig und kann Sachs nur durch ungenaue Beobachtungen zu dieser Annahme gelangt sein. Wenn die Treppen-Leitzellen nämlich sehr stark maceriert werden, wird die die spaltenförmigen Poren verschliessende, zarte Haut zerstört und dann hat es allerdings den Anschein, als ob ganze Zellcomplexe mit einander in offener, seitlicher Verbindung stehen, wie Sachs angiebt. Gute Schnitte dagegen, welche wie auf S. 461 beschrieben behandelt wurden, zeigen aufs deutlichste, dass die Poren geschlossen sind. Als Beweis für seine oben citirten Behauptungen zeichnet nun Sachs (Lehrb., 4. Aufl., Fig. 27 B) ein Stück aus der Längswand eines Treppengefässes aus dem Rhizom von *Pteris aquilina* nach „sehr klaren Schnitten“. Diese Abbildung zeigt allerdings die engen Poren der Längswände offen, doch entspricht das nicht dem natürlichen Zustande. Wenn man nämlich den Schnitt nicht geschickt und vorsichtig genug anfertigt, so wird die die Poren schliessende, sehr zarte Haut durch die Zerrung beim Schneiden zerrissen und dann erhält man allerdings Präparate, welche die Poren offen erscheinen lassen, wie in Sachs' Abbildung. Doch kann man dann meist noch die Reste der zerrissenen Haut wahrnehmen. Wenn man dagegen die Schnitte mit einem vorzüglichen Messer und unter

1) Russow: Vergl. Unters., p. 103.

2) Monatsber. d. Akad. zu Berlin, 1862, 10. Juli, p. 450.

3) Herr Prof. R. Caspary theilt mir mit, dass er sich von der Richtigkeit der Dippel'schen Angabe bei *Pteris aquilina*, welche letztere er früher nicht untersucht hatte, bald nach der Veröffentlichung von Dippel's Arbeit überzeugt habe, obgleich er nur in den leiterförmig verdickten Elementen, nicht in den schraubig und ringförmig verdickten, welche letzteren an den Enden geschlossen sind, Durchbrechung fand.



sorgfältiger Vermeidung jeder Zerrung herstellt, so findet man stets das die engen Poren schliessende Häutchen erhalten. Es sind somit auch bei *Pteris aquilina* die Längswände geschlossen und nur die Querwände haben leiterförmige, offene Durchbrechung.

Die auf Seite 461 erwähnte, zuweilen die gefässartigen Leitzellen des Ausläufers erfüllende, braune Masse habe ich im Blattstiel niemals gesehen.

Wie im Rhizom sind auch im Blattstiel die gefässartigen Leitzellen reichlich mit parenchymatischen Geleitzellen untermischt. Die letzteren sind von prismatischer Form, sehr eng, verhältnissmässig kurz und haben horizontale oder wenig geneigte Querwände. Die Zellwände sind sehr dünn, unverholzt und haben kleine, rundliche, unbehöfte Poren, welche auf den Querwänden reichlicher sind, als auf den Längswänden. Durch diese Poren hindurch stehen die Geleitzellen mit einander durch protoplasmatische Fäden in Verbindung, ganz ebenso wie die Geleitzellen im Rhizom von *Struthiopteris* (siehe Seite 462).

Der Inhalt dieser Zellen hat neben dem Protoplasma feinkörnige Stärke.

Am Umfang des Holztheils berühren auch hier die gefässartigen Leitzellen nicht direkt die Zellen des Basttheils, sondern sie sind von denselben durch eine Schicht der stärkeführenden Geleitzellen (die Xylemscheide Russow's) (Fig. 3b) getrennt. Diese Geleitzellen-Schicht ist im grössten Theile ihres Umfanges nur eine Zelle stark. An den Stellen jedoch, welche den Erstlingsholz-Gruppen anliegen, befindet sich stets eine Anhäufung des Parenchyms, wie sie sich auch öfters im Ausläufer neben dem Erstlingsholz findet. In der Mitte dieser Geleitzellen-Gruppen oder an deren dem Erstlingsholz zugekehrten Seite ist eine kleine Gruppe von Parenchym (Fig. 3 n und Fig. 9 u. 10) durch ihre abweichende Ausbildung ausgezeichnet, wie sie schon auf Seite 463 beschrieben wurde. Die Zellen haben ein weit grösseres Lumen, als die anderen Geleitzellen, sind nicht prismatisch, sondern nahezu isodiametrisch, sehr unregelmässig gestaltet und haben Zwischenzellräume, während solche den Geleitzellen fehlen. Sie bilden Stränge, welche den Erstlingsholz-Gruppen parallel den Blattstiel durchziehen und mit denselben daher in gleicher Anzahl (4—5) vorhanden sind. Die Zellen dieser

Stumpfzell-Stränge haben auch hier wie im Ausläufer dünne, unverholzte Wände mit spärlichen, kleinen, ungehöften Poren wie die Geleitzellen. Sie führen wie die letzteren als Inhalt Stärke, welche sich jedoch meist nur in geringen Mengen in ihnen findet. Eine gelbliche, öartige bis harzige Masse, welche nach Dippel<sup>1)</sup> öfters in ähnlichen Strängen enthalten sein soll, habe ich niemals gefunden, daher halte ich auch hier im Blattstiel diese Zellstränge nicht für „Sekret-Behälter“.

Dass diese eigenthümlichen Stumpfzellen-Stränge jedoch in näherer Beziehung zum Erstlingsholz stehen, scheint mir daraus hervorzugehen, dass sie nur in unmittelbarer Nähe des letzteren sich finden und dass die den Zellsträngen zunächst liegenden Schrauben- und Ring-Leitzellen sehr unregelmässige Verdickungsschichten haben. — Auffallend ist, dass die Stumpfzell-Stränge nur an Krümmungen des Holz-Querschnittes und stets an der concaven Seite vorkommen.

Derartige Zellstränge, wie soeben beschrieben, scheinen nach meinen bisherigen Beobachtungen an *Cyathea medullaris*, *Osmunda regalis*, *Blechnum brasiliense*, *Adiantum formosum*, *Pteris aquilina*, auch sonst bei den Farnen sehr verbreitet zu sein und zwar vorzugsweise im Blattstiel, zuweilen auch im Stamm vorzukommen. Uebrigens scheinen sie stets nur da aufzutreten, wo die Erstlingsholz-Zellen am Rande des Holztheils liegen; wo letztere sich dagegen mehr in der Mitte des Holztheils befinden, wie im Stamm von *Pteris aquilina*, fehlen auch die eigenthümlichen Zellstränge.

Fast allgemein scheint es bei den Farnen zu sein, dass an jeder Umbiegung oder Krümmung des Holztheil-Querschnittes eine Gruppe von Erstlingsholz-Zellen liegt und zwar stets an der concaven Seite des Holztheils. So ausser bei *Struthiopteris* z. B. auch bei *Blechnum brasiliense*, *Adiantum formosum*, *Cyathea medullaris*, *Osmunda regalis*, *Pteris aquilina*.

Der Basttheil besteht wie im Stamm aus drei Zellformen:

1. aus einfachen Leitzellen, welche die Stelle der Siebzellen im Leitbündel einnehmen,
2. aus Bastzellen,
3. aus Parenchym.

1) Dippel: Mikroskop II, p. 202.



Der Holztheil wird zunächst von den einfachen Leitzellen umgeben, welche mit einzelnen Geleitzellen untermischt sind, welche letzteren sich von den Geleitzellen im Holztheil nicht wesentlich unterscheiden; sie scheinen nur etwas reicher an eiweissartigen Stoffen zu sein.

Die einfachen Leitzellen zeichnen sich auf Querschnitten von dem Parenchym durch ein nur wenig grösseres Lumen aus und erscheinen entleert, während die Geleitzellen mit protoplasmatischem Inhalt und besonders mit Stärke erfüllt sind. Sie sind sehr lang gestreckt und spitzen sich meist nach den Enden hin allmähig zu, so dass keine Querwände vorhanden sind; seltener endigen sie stumpf. Die Wände sind wenig und überall gleichmässig verdickt und unverholzt. Siebplatten oder sonstige Poren fand ich nicht vor, konnte auch keine die Zellen verbindenden protoplasmatischen Fäden wahrnehmen. Ich vermuthe jedoch, dass letztere nicht fehlen und dass sie nur bei der geringen Dicke der Wand meiner Beobachtung bisher entgangen sind.

Der Inhalt der einfachen Leitzellen (Fig. 11) ist hier derselbe, wie in den Siebzellen des Stammes: Eine klare, wässrige Flüssigkeit erfüllt die Zelle und nur den Wänden liegt eine dünne Schicht feinkörnigen Protoplasmas an, das durch Jod gelb wird. In diesem Wandbelag liegen kleine, annähernd kugelige, stark lichtbrechende, Körnchen einer eiweissartigen Substanz, die durch Jod gelb, durch Chlorzinkjod braun gefärbt werden. Durch kalte Kalilauge quellen sie, werden jedoch nicht gelöst. Diese Körnchen liegen meist in Gruppen zusammen wie in den Siebzellen des Rhizoms und haften der Wand fest an. Die Menge der Körnchen ist jedoch in den einfachen Leitzellen des Blattstiels weit geringer als in den Siebzellen des Rhizoms und ist annähernd so gross, als in den einfachen Leitzellen der Wurzel.

In seltenen Fällen fand ich einzelne der einfachen Leitzellen von einem körnigen, trüben Inhalt ganz erfüllt, der durch Jod stark braun wurde. Dieser Inhalt war jedoch ganz undurchsichtig und hinderte die Erkennung des Baues der Zellwände, so dass ich den Mangel der Siebplatten bei diesen Zellen nicht nachweisen konnte; doch scheint es mir sehr unwahrscheinlich, dass diese von Inhalt ganz erfüllten Leitzellen anders gebaut sind, als die übrigen. Sie

werden sich wohl nur durch die Menge des Inhalts vor denselben auszeichnen.

Ebensowenig wie in den Siebzellen und einfachen Leitzellen in Stamm und Wurzel von *Struthiopteris*, fand ich jemals Stärke in den einfachen Leitzellen des Blattstiels.

Auf die letzteren folgt nach aussen zu eine Schicht von Bastzellen (Fig. 3d). Dieselben sind sehr eng und lang gestreckt, spitz endigend und inhaltslos. Die Wände sind mässig verdickt, unverholzt und mit kleinen, geschlossenen Spaltporen ohne Hof versehen. Diese Bastzellen durchziehen meist den ganzen Umfang des Leitbündels; ausserdem finden sich jedoch noch grössere Ansammlungen von Bastzellen in den beiden Winkeln, welche durch die Umbiegung des Holztheils gebildet werden (Fig. 3).

Nicht immer sind die Schichten der einfachen Leitzellen und der Bastzellen im ganzen Umfange des Leitbündels vorhanden, sondern an den Stellen, wo der Basttheil sehr schmal wird, fehlt oft eine von beiden Zellenarten auf einer kurzen Strecke. Es ist also manchmal die Bastzellen-Schicht, manchmal die Schicht der einfachen Leitzellen unterbrochen, doch niemals fehlen beide gleichzeitig an einer Stelle.

Zwischen Schutzscheide und Bastzellen liegt eine stets im ganzen Umfange entwickelte, meist nicht mehr als eine Zelle starke Schicht von Parenchym (Fig. 3c, Phloemscheide). Die Zellen derselben haben ein etwas grösseres Lumen als im übrigen Parenchym des Leitbündels. Sie sind kurz, endigen mit horizontalen oder wenig geneigten Querwänden, sind wenig verdickt, unverholzt und haben rundliche, ungehöfte Poren wie die übrigen Geleitzellen. Ihr Inhalt besteht aus Stärke nebst etwas Protoplasma, welches durch die Wände hindurch in allen Zellen der Phloemscheide communicirt.

Schliesslich will ich noch kurz erwähnen, in welchen Beziehungen die unteren und oberen Theile des Blattstiels von dem beschriebenen mittleren hauptsächlich abweichen.

Der untere Theil enthält zwei getrennte Leitbündel. Jedes derselben hat zwei Erstlingsholz-Gruppen, welche an den Enden des länglichen Holztheils an dessen Rande liegen. — Der obere Theil des Blattstiels hat ein flach rinnenförmiges Leitbündel mit drei Erstlingsholz-Gruppen.



### Blattspreite.

Mit Ausnahme der Leitbündel in den Blattnerven zeigt der Bau des Laubes nichts Erwähnenswerthes, deshalb beschreibe ich nur die ersteren. — Zunächst ist es auffallend, dass die Blattnerven und Endigungen der Leitbündel gar keine gefässartig verdickten Elemente enthalten, wie sie sich doch im Laube der Phanerogamen zu finden pflegen.

Eine Schutzscheide ist hier auch nicht mehr zu erkennen; das ganze Leitbündel besteht aus einigen einfachen Leitzellen mit dem charakteristischen Körnchen-Inhalt (siehe Seite 466), nebst einigen Geleitzellen.

### Fertiler Blattstiel.

Der Sporen tragende Blattstiel zeichnet sich schon für das blosse Auge durch seine braune Farbe vor den unfruchtbaren aus. Dieser rührt daher, dass die prosenchymatische Rinde dunkelbraun gefärbt ist, während die Rindenzellen im unfruchtbaren Blattstiel nur schwach gelblich sind. Ebenso ist das darunter liegende Parenchym gelb gefärbt, verholzt und stärker verdickt, als das unverholzt bleibende Parenchym des unfruchtbaren Blattstiels. Während letzteres Stärke und Krystalle führt, fehlen dieselben dem fertilen Blattstiel; ich fand hier das Parenchym, sowie die Zwischenzellräume desselben inhaltslos. (Ich berücksichtige hierbei nur den ausgewachsenen Zustand der Pflanze.) Die Zellwände sind von feinen, offenen Poren durchsetzt, welche die Zellen mit einander und mit den Zwischenzellräumen in Verbindung setzen. In diesen Poren fand ich meist noch die körnigen Protoplasma-Fäden erhalten.

Das Leitbündel des fertilen Blattstiels zeigt keine Abweichung von dem auf Seite 475 ff. geschilderten Bau.

**Pteris aquilina.****Rhizom.**

Unter der einschichtigen Epidermis findet sich eine braune Rinde, welche aus stark verdickten, stumpf endigenden Zellen mit spaltenförmigen, geschlossenen Poren besteht, verholzt ist und wenig Stärke enthält.

Innerhalb dieser Rinde liegt das farblose Parenchym, welches die Hauptmasse des Stammes bildet. Dieses ist unverholzt, enthält neben Resten von Protoplasma sehr reichlich Stärke und hat rundliche Poren, welche in der Flächenansicht feine Punktirung zeigen (ähnlich der Fig. 13). Die Zellwände sind von körnigen Protoplasmafäden (Fig. 28, vergl. auch Fig. 15, 16, 17, 19, 20) durchsetzt, welche den Inhalt der Zellen in Verbindung setzen.

Auch bei *Pteris aquilina* hat das Parenchym [Zwischenzellräume, welche von körnigem Protoplasma entweder ganz erfüllt sind (Fig. 24, 34) oder einen Wandbelag davon enthalten. Das Protoplasma dieser Zwischenzellräume hängt mit dem in den Zellen selbst enthaltenen durch körnige Fäden der gleichen Substanz zusammen (Fig. 34). Es finden sich hier überhaupt ganz dieselben Verhältnisse, wie bei dem Parenchym im Rhizom von *Struthiopteris*; ich verweise daher auf das Seite 456 Gesagte.

Ueber den soeben erwähnten Inhalt der Zwischenzellräume bei *Pteris* giebt auch Russow<sup>1)</sup> einige Angaben:

„Sehr auffallend ist ein feinkörniger Inhalt in den Intercellulargängen zahlreicher Farne, namentlich der Cyatheaceae, wie *Alsophila*, *Dicksonia*, *Cibotium*, unter den Polypodiaceen bei *Pteris aquilina*. An den frischen Schnitten, im Wasser, erscheinen die Intercellularen schwarz mit Luft erfüllt, doch bei näherer Untersuchung, namentlich an Längsschnitten, erwiesen sich die Gänge nicht gleichmässig von Luft erfüllt, sondern wie mit einer Unzahl unregelmässiger, eckiger Luftbläschen vollgestopft. Bei längerem Liegen der Schnitte in Chlorzinkjod oder nach Behandlung mit Jod und Schwefelsäure schwindet

1) Russow: Zus. d. Prot., p. 21.



die Luft mehr oder weniger bis vollständig, und nunmehr erscheinen die Interzellularen wie mit einer zarten, grumösen, körnigen braunen Masse angefüllt; die Körnchen haften einander und den Wänden der angrenzenden Zellen fest an. Ich vermag mir diese Erscheinung nur durch die Annahme zu erklären, dass die körnige Masse aus Protoplasma entstanden, welches durch die Perforationen der Zellwand in die Interzellularen gedrungen.“

Meine Beobachtungen stimmen hiermit nicht ganz überein, vergleiche daher das auf Seite 456 über den Inhalt der Zwischenzellräume Mitgetheilte.

In dem beschriebenen Parenchym liegen nun Leitbündel der verschiedensten Grösse vertheilt (siehe die Abbildung in Sachs, Lehrb. d. Bot., 4. Aufl., p. 110, Fig. 91).

Zwischen den Leitbündeln liegen einige bandförmige Bündel von stark rothbraunen Zellen. Die letzteren sind stark verdickt, langgestreckt, verholzt, inhaltslos und mit kleinen, spaltenförmigen, geschlossenen Poren versehen, es ist sogen. Sclerenchym. Dieses dient hier sicherlich zur Festigung des Stammes, man kann daher die Bündel dieser Zellen mit Russow<sup>1)</sup> sehr zweckmässig als „Stützbündel“ bezeichnen.

Jedes einzelne Leitbündel wird von einer Schutzscheide (Fig. 5a) rings umgeben. Für dieselbe gilt Alles, was auf S. 457 von der Schutzscheide im Rhizom von *Struthiopteris germanica* gesagt ist.

Die Leitbündel haben je nach ihrer Grösse einen rundlichen (Fig. 6) bis langgestreckten (Fig. 12) Querschnitt.

Der Holztheil nimmt die Mitte ein und wird vom Basttheil umgeben, doch kann man die Leitbündel nicht concentrisch nennen, da die Siebzellen stets, die Bastzellen meist in zwei getrennten Gruppen zu beiden Seiten des Holztheils liegen. Man kann daher die Leitbündel als bicollateral bezeichnen (Fig. 5, 6).

Der Holztheil enthält drei Elemente: Gefässe, gefässartige Leitzellen und parenchymatische Geleitzellen.

Die Gefässe (Fig. 5, 6 m) bilden die Hauptmasse des Holztheils. Sie sind treppenförmig verdickt und haben dort, wo sie an

1) Vergl. Russow: Unters., p. 81.

gleiche Zellen grenzen, langgezogene Poren mit langgestrecktem Hof. Dort, wo sie an Parenchym grenzen, haben sie länglich runde Poren mit kleinem, länglich rundem Hof. Beiderlei Poren sind geschlossen und nur an den beiden Enden der Gefässe findet sich leiterförmige Durchbrechung, welche die Zellen in offene Verbindung setzt (vgl. auch S. 477—479). Diese Treppen-Gefässe sind sehr lang gestreckt, die weiteren unter ihnen haben fast horizontale Querwände, während die der engeren mehr oder weniger stark geneigt sind. Die Gefässe sind verholzt und führen gasförmigen Inhalt.

Die gefässartigen Leitzellen werden früher ausgebildet, als die Treppen-Gefässe, sind also älter und bilden das Erstlingsholz. Sie liegen, je nach der Grösse des Leitbündels, in 1—4 kleinen Gruppen, welche in der Weise angeordnet sind, wie Fig. 5, 6 h und 12 zeigen. Sie zeichnen sich auf Querschnitten durch ihr sehr enges Lumen aus, sind schraubig und ringförmig verdickt und verholzt. Sie haben bedeutende Länge, endigen mit allmäliger Zuspitzung und sind in ihrem ganzen Verlaufe, auch an den Enden, geschlossen, mithin keine Gefässe.

Letztere sind mit unverholztem Parenchym untermischt. Diese Geleitzellen sind ebenso beschaffen, wie im Rhizom von *Struthiopteris germanica* und auch in gleicher Art zwischen den Gefässen vertheilt (siehe Seite 462 und auch Potonié, l. c. p. 14, 15 nebst Fig. 2. Das an letzterem Orte über die Geleitzellen im Rhizom von *Pteris aquilina* Gesagte stimmt vollständig mit meinen Beobachtungen überein). Eine Schicht dieser Geleitzellen (Xylemscheide) begrenzt auch hier den Holztheil gegen den Basttheil.

Stumpfzellen-Stränge, wie oben beschrieben, finden sich im Rhizom von *Pteris aquilina* nicht, was vielleicht damit zusammenhängt, dass die Erstlingsholz-Gruppen nicht am Rande des Holztheils liegen (vergl. Seite 480).

Der Basttheil des Leitbündels enthält dreierlei Zellen: Siebzellen, Bastzellen und parenchymatische Geleitzellen.

Die Siebzellen liegen in zwei langgestreckten Bündeln in 1—2facher Schicht zu beiden Seiten des Holztheils (Fig. 5 u. 6 f). Sie zeichnen sich auf Querschnitten durch ihre grossen Lumina aus, sind langgestreckt, endigen spitz und sind unverholzt. Die Zellwände sind bedeutend verdickt und zeigen, wie im Ausläufer von



*Struthiopteris germanica*, deutlich zwei verschiedene Schichten. Die dem Lumen der Zelle zugekehrte, innere Schicht scheint dichter zu sein und wird durch Chlorzinkjod dunkler gefärbt als die äussere.

Die Verdickung der Siebzellenwände lässt einzelne Stellen dünner, welche die Siebfelder bilden. Diese sind meist senkrecht zur Längaxe der Zellen gestreckt und an einem Ende etwas schmaler als am anderen; auch in diesen dünneren Stellen der Wand erkennt man deutlich die Schichtung (Fig. 26).

Die Siebplatten zeigen an allen Stellen der Siebzelle den gleichen Bau und sind nicht auf Quer- und Längswand verschieden gestaltet. Sie zeigen, von der Fläche gesehen, eine zarte Punktirung. Dieselbe rührt von feinen, protoplasmatischen Fäden her, welche durch die Wände hindurchtreten (Fig. 26, 29, 30) und die Inhalte der Siebzellen unter einander verbinden. Diese Fäden bestehen meist aus homogenem, durchsichtigem Eiweiss und zeigen nur selten eine feine Körnung. Zuweilen fand ich sie in der Mitte etwas dicker als an den Enden (Fig. 30).

Der Inhalt der Siebzellen ist bei *Pteris aquilina* ebenso beschaffen, wie der bei *Struthiopteris germanica*. Es findet sich derselbe dünne, protoplasmatische Wandbelag mit den kleinen, runden, stark lichtbrechenden Körnchen (Fig. 26), welche an der Zellwand sehr fest haften. Auch bei *Pteris* finden sich die Körnchen vorzugsweise auf den Siebporen in grösserer Menge, nur vereinzelt auf den dickeren Stellen der Wand und hindern dadurch die Beobachtung der Siebfelder. De Bary<sup>1)</sup> sagt von den Körnchen:

„Ihre dichte Anhäufung und ihr zähes Haften auf den Siebfeldern hindert meistens eine klare Entscheidung über die Wegsamkeit der Poren; doch glaube ich, bei *Pteris aquilina* an dünnen Längsschnitten deutlich gesehen zu haben, dass die Körnchen aneinander stossender Siebröhren mittelst dünner, fadenförmiger, durch die Poren quer durchgehender Fortsätze verbunden sind.“

Das Letztere ist nicht der Fall; es sind nicht die einzelnen Körnchen unter einander verbunden, sondern das gesammte Protoplasma der Siebzellen hängt zusammen (Fig. 26, 29, 30).

Die beschriebenen Siebzellen sind an einzelnen Stellen mit

1) De Bary: Vergl. Anat., p. 190 nebst Fig.

parenchymatischen Geleitzellen untermischt, welche fast ebenso beschaffen sind, wie die des Holzteils; sie enthalten nur meist etwas weniger Stärke und mehr eiweissartige Stoffe als letztere. Die Geleitzellen stehen untereinander durch feine protoplasmatische Fäden in Zusammenhang (Fig. 18, 21, 33). Selten sind die Fäden deutlich körnig (wie in Fig. 33), meist bestehen sie aus anscheinend homogener, eiweissartiger Substanz (Fig. 21). Auf ganz gleiche Weise steht auch der Inhalt der Geleitzellen mit dem der Siebzellen in Verbindung.

Die Bastzellen bilden zwei an die äussere Seite der Siebzellenschicht grenzende schmale Streifen (Fig. 5 und 6d), welche nur 1—2 Zellen stark sind. Seltener stellen sie einen geschlossenen Ring dar. Die Bastzellen sind bei *Pteris aquilina* weit charakteristischer entwickelt, als bei *Struthiopteris germanica*. Sie sind sehr eng, lang gestreckt, spitz endigend und stark verdickt. Sie haben spärliche, elliptische bis spaltenförmige, geschlossene Poren, welche in linksläufiger Schraube angeordnet sind.

Zwischen den Bastzellen und der Schutzscheide liegt eine ringsum entwickelte Schicht Parenchym (Phloëmscheide, Fig. 5 u. 6c). Die Zellen derselben sind ähnlich den Geleitzellen, enthalten ebenfalls Stärke, sind jedoch etwas grösser und stärker verdickt. Sie stehen unter einander, jedoch nicht mit den Bastzellen oder der Schutzscheide, in offener Verbindung wie die übrigen Geleitzellen.

Eine Uebersicht über die Stellung der beschriebenen Gewebe zu einander giebt Fig. 5 u. 6.

### Wurzel.

Ein einschichtiges Epiblema begrenzt die Wurzel, innerhalb desselben findet sich Parenchym von gelbbrauner Farbe. Dieses ist verholzt, hat zahlreiche, kleine, unbehöftete Poren und ist inhaltslos. Eine offene Durchbrechung in den Poren konnte ich bisher nicht nachweisen.

Auf dieses Parenchym folgt nach innen zu ein Ring von dunkelbraunem, stark verdicktem Prosenchym. Die Zellen desselben sind enger als die des Parenchyms, ebenfalls inhaltslos, verholzt und haben spärliche, kleine, geschlossene Poren. Dieser Ring stark



verdickter Zellen dient jedenfalls zur Steifung der Wurzel, vielleicht auch zum mechanischen Schutze des Leitbündels und ist daher als Stützscheide zu bezeichnen.

Innerhalb dieser letzteren findet sich eine einschichtige Schutzscheide (Fig. 7a), welche das centrale, rundliche Leitbündel umgiebt. Für sie gilt alles auf Seite 457 von der Schutzscheide im Ausläufer von *Struthiopteris* Gesagte.

Das Leitbündel (Fig. 7) enthält in der Mitte einige verholzte Treppen-Gefässe (Fig. 7l) mit leiterförmiger Durchbrechung der Querwand. Die weitesten derselben nehmen die Mitte ein, sie sind die jüngsten und haben ein wenig geneigte Querwände. Die engeren Treppen-Gefässe liegen nach aussen hin, sind älter und haben sehr schiefe und lange Querwände. Die letzteren liegen hier, wie auch bei allen anderen Farnen, ganz regellos in allen Richtungen und nicht wie bei vielen Phanerogamen in radialer Richtung.

An zwei Seiten der Gefässe liegt je eine kleine Gruppe von einigen gefässartigen Leitzellen (Fig. 7h), die ring- und schraubenförmig verdickt sind. Diese bilden das Erstlingsholz, sind sehr eng und endigen mit allmäliger Zuspitzung ohne offene Durchbrechung.

Die Treppen-Gefässe und Ring- und Schrauben-Leitzellen sind rings von stärkeführenden Geleitzellen (Xylemscheide, Fig. 7b) umgeben, wie sie auf Seite 462 beschrieben worden. Es steht der Inhalt auch dieser Zellen unter einander in gleicher Weise mittelst protoplasmatischer Fäden durch die Wände hindurch in Zusammenhang, wie es von den Geleitzellen von *Struthiopteris* auf Seite 462 angegeben. Zwischen Geleitzellen und anderen Zellarten konnte ich hier keine offene Verbindung nachweisen.

Zwischen den wenigen Gefässen im Wurzel-Leitbündel von *Pteris aquilina* liegen ebensowenig wie unter den gefässartigen Leitzellen in der Wurzel von *Struthiopteris* Geleitzellen vertheilt, während zwischen den sehr zahlreichen gefässartig verdickten Elementen im Rhizom und Blattstiel beider Farne stets Geleitzellen eingemischt sind. Eine die gefässartigen Elemente rings umgebende Schicht von Geleitzellen (Xylemscheide) scheint dagegen den Polypodiaceen niemals zu fehlen. Es weist dieses Verhältniss darauf hin, dass die Gefässe (resp. gefässartigen Leitzellen) stets mit Geleitzellen in

Berührung treten müssen und zu denselben in irgend einer physiologischen Beziehung stehen. Welcher Art letztere sein mag, darüber will ich keine Vermuthung aussprechen.<sup>1)</sup>

In kleinen Leitbündeln mit wenigen gefässartigen Elementen (z. B. in der Wurzel) treten fast alle letzteren mit den die Xylemscheide bildenden Geleitzellen in Berührung. In grösseren Leitbündeln dagegen, welche sehr zahlreiche Gefässe oder gefässartige Leitzellen enthalten, kann nur ein geringer Theil der letzteren mit der Xylemscheide in Berührung kommen und es würden die in der Mitte des Holztheils liegenden Gefässe gar nicht mit Geleitzellen in Verbindung treten, wenn dort nicht Geleitzellen eingemischt wären. Es scheinen in der That sämtliche Farn-Leitbündel mit massigerem Holztheil zwischen den Gefässen oder gefässartigen Leitzellen Geleitzellen zu enthalten, während man zwischen den wenigen gefässartigen Elementen der ganz kleinen oder schmalen Leitbündel keine Geleitzellen eingemischt findet.

Siebzellen finden sich nicht in der Wurzel, sondern statt derselben nur einfache Leitzellen, welche in zwei Reihen von sichelförmigem Querschnitt zu beiden Seiten des Holztheils liegen, wie Fig. 7g zeigt. Diese einfachen Leitzellen sind ebenso beschaffen, wie die der Wurzel von *Struthiopteris germanica* (siehe Seite 472).

Bastzellen fehlen dem Leitbündel der Wurzel.

Die einfachen Leitzellen sind nach aussen hin von einem einschichtigen Geleitzellen-Ring (Phloëmscheide, Fig. 7c) umgeben. Die Zellen desselben sind ein wenig grösser, als die anderen Geleitzellen des Leitbündels und gleichen denselben im Uebrigen vollkommen.

Stumpfzellen-Stränge, welche das Erstlingsholz begleiten, finden sich nicht in der Wurzel von *Pteris aquilina*.

1) Der von Potonié, l. c. p. 17, dargelegten Ansicht über die physiologischen Beziehungen der Gefässe und Geleitzellen zu einander, kann ich nicht beistimmen. Wenn ich es auch für möglich (jedoch nicht bewiesen) halte, dass die Geleitzellen zu Zeiten Wasser aus den gefässartigen Elementen aufnehmen, so erachte ich die Annahme, dass die Geleitzellen nachts die Gefässe mit Wasser füllen, für höchst unwahrscheinlich.



## Blattstiel.

Eine sehr stark verdickte Epidermis überkleidet eine ebenfalls sehr stark verdickte und verholzte, prosephymatische Rinde. Die Hauptmasse des Blattstiels besteht aus unverholztem Parenchym mit rundlichen, siebartig punktirten Poren, durch welche hindurch das Protoplasma der einzelnen Zellen unter einander mittelst körniger, protoplasmatischer Fäden in Verbindung tritt. Die Zwischenzellräume sind klein und enthalten ebenfalls Protoplasma, dessen Zusammenhang mit dem Inhalt der Zellen ich in einigen Fällen nachweisen konnte. Es wiederholen sich hier also fast ganz die im Parenchym des Blattstiels von *Struthiopteris* auftretenden Verhältnisse.

Der Inhalt des Parenchyms besteht neben Protoplasma aus Chlorophyll, Stärke und Krystallen von oxalsaurem Kalk. Letztere bilden quadratische Oktaëder, welche der Formel  $\text{Ca C}_2\text{O}_4 + 6 \text{ aq}$  entsprechen dürften; seltener findet man monokline Krystalle, wie im Blattstiel von *Struthiopteris germanica*.

In dem Parenchym liegen mehrere Leitbündel von annähernd rundlichem bis elliptischem Querschnitt (Fig. 8) zerstreut. Jedes derselben ist von einer einschichtigen Schutzscheide (Fig. 8a) umgeben, für welche Alles gilt, was auf Seite 457 von der Schutzscheide im Ausläufer von *Struthiopteris* gesagt ist.

Die Bestandtheile des Holztheils sind Treppen-Gefässe, Ring- und Schrauben-Leitzellen und Geleitzellen; die des Basttheils sind einfache Leitzellen, Bastzellen und Parenchym.

Die Treppen-Gefässe (Fig. 8m) nehmen den mittleren Theil des Leitbündels ein. Sie sind ganz so gebildet, wie die des Rhizoms von *Pteris* und stets an den beiden Enden leiterförmig durchbrochen.<sup>1)</sup>

1) Im Blattstiel von *Pteris aquilina* fand ich eine Treppen-Gefässzelle von eigenthümlicher Ausbildung. Sie war etwa 1,448 mm lang und durchschnittlich 0,048 mm dick. An dem einem Ende war eine leiterförmig durchbrochene Querwand von 0,103 mm Länge (also von etwa  $\frac{1}{14}$  der ganzen Zelllänge), an dem anderen eine solche von 1,034 mm Länge (also von  $\frac{10}{14}$  der ganzen Zelllänge), so dass nur  $\frac{3}{14}$  der Zelle undurchbrochen war und geschlossene Poren hatte. Eine solche Länge der leiterförmigen Durchbrechung hatte ich bis dahin noch nicht gesehen.

Die Ring- und Schrauben-Leitzellen bilden auch hier das Erstlingsholz; dasselbe liegt, in eine einzige Gruppe vereinigt, etwa in der Mitte des Leitbündels am Rande des Holztheils und zwar stets an der concaven Seite des letzteren (Fig. 8h). Diese verholzten Ring- und Schrauben-Leitzellen endigen mit allmäliger, sehr feiner Zuspitzung ohne Querwände; sie sind im ganzen Verlaufe geschlossen, somit nicht Gefässe.

Zwischen den Treppengefässen zerstreut finden sich einige unverholzte, parenchymatische, stärkeführende Geleitzellen, wie Seite 461—62 beschrieben. Eine Schicht derselben (Fig. 8b) umgiebt auch den ganzen Holztheil (Xylemscheide). Dieses Parenchym ist an dem Erstlingsholz besonders reichlich vorhanden und in demselben liegt ein Stumpfzellen-Strang (Fig. 8n), welcher entweder dem Erstlingsholz direkt anliegt (Fig. 9, 10) oder inmitten der übrigen Geleitzellen sich befindet (Fig. 8). Dieser Zellstrang enthält Stärke wie die anderen Geleitzellen und niemals fand ich Oel, Harz oder dergleichen darin (siehe Fig. 9 u. 10).

Die einfachen Leitzellen sind in zwei schmalen Gruppen an den langen Seiten des Holztheils angeordnet (Fig. 8g). Sie weichen von den einfachen Leitzellen im Blattstiel von *Struthiopteris* nicht wesentlich ab, deshalb kann ich auf deren Beschreibung (S. 481) verweisen (Fig. 11).

Die Bastzellen bilden einen geschlossenen Ring um die bisher beschriebenen Theile des Leitbündels (Fig. 8d). Sie sind nur etwas weniger verdickt als die Bastzellen des Rhizoms von *Pteris* und stimmen im Uebrigen mit denselben überein.

Der Bastzellen-Ring ist von der Schutzscheide durch unverholztes, stärkeführendes Parenchym (Phloëmscheide) getrennt, welches sich von den übrigen Geleitzellen nur durch ein etwas grösseres Lumen unterscheidet (Fig. 8c).

Im unteren Theil des Blattstiels, nahe dem Stamm, finden sich ausser den einfachen Leitzellen auch vereinzelte Siebzellen von derselben Beschaffenheit wie im Ausläufer von *Struthiopteris*.



## Blattspreite.

Auch bei *Pteris aquilina* enthalten die Endigungen der Leitbündel im Blatt keine gefässartig verdickten Elemente. Das ganze Leitbündel besteht aus wenigen einfachen Leitzellen, welche den bereits oben beschriebenen Inhalt haben. Die Körnchen liegen jedoch nicht in Gruppen beisammen und sind ziemlich spärlich vorhanden. Es finden sich auch einige parenchymatische Geleitzellen, welche aber nur sehr wenig Stärke enthalten, im Gegensatz zu den stärkereichen Geleitzellen im Leitbündel anderer Organe. — Eine Schutzscheide ist in der Blattspreite nicht vorhanden.

Zum Schlusse will ich noch meine Beobachtungen über die auf Seite 463 erwähnten, eigenthümlichen Zellstränge bei anderen Farnen mittheilen.

Dippel scheint seine Annahme, dass die fraglichen Gewebe zur Aufnahme von Absonderungen bestimmt sind, auf folgende Beobachtungen<sup>1)</sup> zu stützen:

„Einen den ganzen Abschnitt des durch den Schnitt blosgelegten Ganges erfüllenden Inhalt fand ich nicht vor; dagegen waren bei *Osmunda* einzelne Zellen mit einer gelblichen, ölartigen Masse angefüllt.“

Ich habe nun den Blattstiel von *Osmunda regalis* (dem königl. botan. Garten zu Königsberg entnommen) ebenfalls untersucht und fand Folgendes: Die Stumpfzellen-Stränge, welche hier ebenfalls die sehr zahlreich an der concaven Seite des Leitbündels liegenden Erstlingsholz-Bündel begleiten, haben in älteren Leitbündeln eine gelbliche Farbe, enthalten jedoch nicht Milchsaft, Oel oder Harz. Es finden sich dagegen noch besondere Harzbehälter, welche (ebenfalls sehr zahlreich) vorzugsweise an der concaven Seite des Leitbündels zwischen je zwei Stumpfzellen-Strängen liegen; selten finden sich einzelne derselben auch auf der convexen Seite. Es sind das Gruppen von 2—14 Zellen, die sich auf Querschnitten durch ihr sehr grosses, nahezu rundes Lumen auszeichnen und theils direkt

1) Dippel, im Bericht der 39. Naturf.-Vers., p. 145.

an einander grenzen, theils durch das sie auch umgebende Parenchym getrennt werden. Sie sind von einem farblosen, stark lichtbrechenden zähflüssigen Inhalt gänzlich erfüllt, der sich in kaltem Alkohol allmählig löst. Das Hanstein'sche Anilinviolett<sup>1)</sup> färbt diese Masse stark blau; letztere giebt sich somit als harzartige Substanz zu erkennen. Durch Längsschnitte erkennt man, dass diese Harzzellen prosenchymatisch und in Reihen übereinander gestellt sind. Der Inhalt dieser Harzzellen-Gruppen tritt beim Anfertigen von Schnitten nun leicht aus und gelangt auf diese Weise öfters in die benachbarten Gewebe. So erklärt es sich, dass Dippel in den Zellsträngen einzelne Zellen mit dem Harz erfüllt fand. Dieser Forscher hat die Zellen-Gruppen, welche das Harz enthalten, bereits früher gesehen und eine gute Abbildung davon gegeben.<sup>2)</sup> Jedoch erkannte er ihre Bedeutung nicht, denn er sagt<sup>3)</sup>:

„In dem Wedel von *Osmunda* kommen ausserdem an der concaven Seite des einzigen halbmondförmigen, bandartigen Gefässbündels etwas von einander entfernte Gruppen von 2—8 und mehr sehr weiten, meist rundlichen Zellen vor, welche seltener zu 2—3 an einander grenzen, häufiger durch rein parenchymatose Zellen von einander getrennt sind. Ueber diese letzteren Organe bin ich noch nicht vollkommen mit mir im Reinen. Sie scheinen sich indessen dem Typus der Bastgefässe anzureihen.“

*Cyathea medullaris* wurde ebenfalls untersucht. Die Leitbündel des Blattstiels enthielten in den Umbiegungen des Holztheils stets Stumpfczell-Stränge, welche dem Erstlingsholz parallel laufen. Auch hier enthielten die letzteren niemals Milchsaft, Oel oder Harz. Letzteres ist in besonderen Zellen enthalten, die im Parenchym des Blattstiels zerstreut liegen.

1) Eine Mischung von gleichen Theilen Fuchsin und Methylviolett, in Alkohol gelöst.

2) Dippel: Bericht d. 39. Naturf.-Vers., Taf. IV, Fig. 11.

3) Dippel: ibidem, p. 144.



### Nachtrag.

#### Ueber den Zusammenhang der Zellen und über Protoplasma in Zwischenzellräumen.

Als obige Arbeit bereits abgeschlossen war (Mitte März 1884) und dem Druck übergeben werden sollte, erhielt ich einige neu erschienene Abhandlungen, welche mich veranlassen, an diese Stelle meiner Arbeit noch einige kurze Bemerkungen anzuschliessen. Eine dieser Schriften ist: G. Berthold „Ueber das Vorkommen von Protoplasma in Intercellularräumen“. In den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft, Jahrg. II, Heft 1, p. 20, Berlin 1884. — Es theilt hierin Berthold mit, dass er in der primären Rinde, in den Blattgelenken und in Knospen einiger Pflanzen Zwischenzellräume fand, welche Protoplasma enthalten. Es scheint also nach den bisherigen Beobachtungen von Russow<sup>1)</sup>, Berthold und mir<sup>2)</sup> das Vorkommen von Protoplasma in den Zwischenzellräumen eine bei den verschiedensten Pflanzen und in den verschiedensten Theilen derselben sehr verbreitete Erscheinung zu sein.

Ueber die wichtige Frage, ob das Protoplasma in den Zwischenzellräumen mit dem in den Zellen enthaltenen in Zusammenhang steht, erwähnt Berthold in seiner Mittheilung leider nichts.

Ueber das Verfahren bei der Untersuchung sagt obiger Forscher: „Was den Nachweis (dass die Zwischenzellräume Protoplasma enthalten) anbetrifft, so dürfen frische Schnitte von lebendem Material zur Untersuchung durchaus nicht verwandt werden, da die Intercellularen hier immer zum grossen Theil von dem austretenden Plasma angeschnittener Zellen erfüllt werden. Es müssen vielmehr grössere, unverletzte Stücke der Pflanzentheile in Alkohol, oder auch in doppeltchromsaurem Kali zuvor gehärtet werden.“

Diesen Worten schliesse ich mich vollständig an und könnte es daher scheinen, als ob ich hier mit dem auf Seite 456 Gesagten in Widerspruch stände, da ich dort ausdrücklich sage, dass ich frisches

1) Russow: Zusammenhang des Protoplasma, p. 19 u. 20.

2) P. Terletzki: Ueber den Zusammenhang des Protoplasmas benachbarter Zellen und über Vorkommen von Protoplasma in Zwischenzellräumen. — Berichte der deutsch. botan. Gesellsch. 1884, Bd. II, Heft 4, p. 169—171.

Material zu den Untersuchungen verwandte. Um diesen anscheinenden Widerspruch aufzuklären, bemerke ich Folgendes: Wenn es sich darum handelt, zu entscheiden, ob die Zwischenzellräume Protoplasma enthalten oder nicht, muss man (wie ich es auch that) gehärtetes Material benutzen. Wenn man dagegen untersuchen will, ob das Protoplasma der Zwischenzellräume mit dem der Zellen zusammenhängt, muss man frisches Material anwenden, da durch die Einwirkung von Alkohol oder anderen härtenden Flüssigkeiten das Protoplasma sich meist von den Zellwänden zurückzieht und dann die feinen Fädchen, die durch letztere hindurch treten, meist zerissen werden.

Die zweite der oben erwähnten Arbeiten ist eine Abhandlung von W. Gardiner: „On the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cells“. — In den Arbeiten des botanischen Instituts zu Würzburg, Bd. III, Heft 1. Leipzig 1884.

Gardiner giebt zunächst ausführlich seine Methoden bei der Untersuchung über den Zusammenhang des Protoplasmas benachbarter Zellen an. Ueber dieselben will ich hier einige Bemerkungen anschliessen. Er benutzte zur Hervorbringung der Quellung theils Schwefelsäure, theils Chlorzinkjod und giebt letzterem den Vorzug. Ich wandte anfangs auch das letztere Reagens an, verliess es jedoch bald wieder, da mir mein Verfahren mit Schwefelsäure bessere Resultate lieferte.

Zur Färbung hat Gardiner verschiedene Anilin-Farben, theils allein, theils mit Zusatz von Pikrinsäure, benutzt. Ich habe mit derartigen Mischungen ebenfalls Versuche angestellt, doch halte ich eine starke wässrige Lösung von Anilinblau ohne Pikrinsäure für die geeignetste Färbeflüssigkeit. Ich wandte sie nicht nur bei Farnen an, sondern erprobte sie auch bei *Fraxinus*, *Quercus*, *Acer*, *Daphne*, *Viburnum*, *Calluna* etc., bei welchen ich Russow's Angaben über den Zusammenhang des Protoplasma im Parenchym bestätigt fand.

Ueber die Behandlung der Schnitte nach der Quellung und Färbung sagt Gardiner (l. c. p. 56):

„After staining, the sections are washed in water and mounted in glycerine as before, or after treatment with alcohol they may be cleared with clove oil, and mounted in Canada balsam.“



Auch ich versuchte, die ausgewaschenen Schnitte in Glycerin einzuschliessen, um sie dauernd aufbewahren zu können, doch leider fand ich das bei den von mir untersuchten Pflanzen nicht angänglich. Es wurden dieselben zu sehr durch das Glycerin aufgehellte; nur die stärksten Protoplasma-Fäden blieben sichtbar, doch verloren auch sie viel an Deutlichkeit. Die zarten Fäden, besonders in den Geleitzellen der Farne, wurden in Glycerin gänzlich unsichtbar. Noch ungünstiger fielen meine Versuche aus, die gequollenen und gefärbten Präparate nach Behandlung mit Alkohol und Nelkenöl in Canadabalsam einzuschliessen. Es wurden hierbei stets die zarten Einzelheiten im Schnitt ganz undeutlich. Den Zusammenhang des Protoplasma konnte ich nur an solchen Präparaten in genügender Klarheit beobachten, welche in Wasser lagen.

Eine Angabe Gardiner's (l. c. p. 59), mit welcher ich nicht einverstanden bin, ist folgende:

„I was careful to thoroughly brush all the sections with a camel-hair-brush, both, after the action of the acid, or of Chlor-Zinc-Jod and after staining. This I regard as a detail of some importance.“

Bei meinen Untersuchungen hütete ich die gequollenen und gefärbten Schnitte, welche in diesem Zustande sehr weich sind, sorgfältig vor jeder Reibung und Verletzung und erhielt hierbei gute Präparate. In Folge der Bemerkung Gardiner's versuchte nun auch ich, die Schnitte mit einem sehr weichen Pinsel sorgfältig und vorsichtig zu bearbeiten, doch wurden sie bei sämtlichen von mir untersuchten Pflanzen in Folge einer solchen Behandlung nur schlechter, niemals besser. Ich kann daher ein solches Verfahren nicht empfehlen.

Was die Beobachtungen Gardiner's betrifft, so stimmen sie im Wesentlichen mit meinen, an anderen Pflanzen (z. B. *Fraxinus excelsior*, *Daphne mezereum*, *Acer Pseudoplatanus*, *Aesculus Hippocastanum*, *Calluna vulgaris*) gewonnenen Resultaten überein.

Ueber Protoplasma in Zwischenzellräumen noch einige Worte

Es fragt sich: Woher stammt das in den Zwischenzellräumen sich so häufig findende Protoplasma? Ist es aus den Zellen selbst durch offene Poren hineingelangt? Letzteres scheint mir nach meinen

Beobachtungen unwahrscheinlich. Ueber obige Fragen muss die Entwicklungsgeschichte aufklären. Eine derartige Untersuchung habe ich bereits begonnen, doch noch nicht entscheidende Resultate erhalten. Ich hoffe jedoch, demnächst auch hierüber Näheres mittheilen zu können.

### Figuren-Erklärung.

Für sämtliche Figuren gelten folgende Bezeichnungen:

- a = einschichtige Schutzscheide.
- b = die den Holztheil umgebende Schicht stärkeführender Geleitzellen, die Xylemscheide Russow's.
- c = die unter der Schutzscheide liegende Schicht von Geleitzellen, die Phloëmscheide Russow's.
- d = unverholzte Bastzellen.
- e = Siebzellen.
- f = Siebzellen mit einzelnen Geleitzellen untermischt.
- g = einfache Leitzellen.
- h = Ring- und Schrauben-Leitzellen (Protoxylem).
- i = Treppen-Leitzellen.
- k = Treppen-Leitzellen mit Geleitzellen untermischt.
- l = Treppen-Gefässe.
- m = Treppen-Gefässe mit Geleitzellen.
- n = Stumpfzellen-Stränge (Lücken-Parenchym).
- o = Stützbündel.
- x = primäre Zellwand (Mittellamelle).

Sämmtliche Abbildungen sind unter Benutzung des Zeichenprisma angelegt.

### Tafel XXIV.

Die Abbildungen 1, 2, 3, 12 sind halb schematisch.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Leitbündel aus dem Ausläufer von *Struthiopteris germanica*. Es liegen hier die Siebzellen f in zwei getrennten Gruppen zu beiden Seiten des Holztheils. Die Bastzellen d bilden im abgebildeten Falle einen geschlossenen Ring. Sehr oft ist derselbe jedoch auch an den beiden Enden des Holztheils (in der Abbildung oben und unten) unterbrochen. In letzterem Falle ist das Leitbündel unzweifelhaft bicollateral, jedoch auch in ersterem nicht concentrisch zu nennen. 57/1.



Fig. 2. Querschnitt des Wurzel-Leitbündels von *Struth. germ.* Ausgesprochen bicollateraler Bau. 95/1.

Fig. 3. Hälfte des Querschnitts des Leitbündels im mittleren Theile des Blattstiels von *Struth. germ.* Das Leitbündel ist nicht concentrisch zu nennen, wie ein Blick auf die Stelle lehrt, wo der Holztheil k sich einbiegt (in der Abbildung rechts oben). Ebenso wenig ist es als bicollateral zu bezeichnen, da die Anordnung eine so eigenthümliche ist. 45/1.

Fig. 4. Ende einer Treppen-Leitzelle aus einem Längsschnitt durch das Rhizom von *Struth. germ.* Nach einem trocken aufbewahrten Präparate gezeichnet. Die Schliesshaut der Poren ist durchschnitten und giebt sich dadurch aufs Deutlichste zu erkennen. 400/1.

Fig. 12. Querschnitt eines grossen Leitbündels aus dem Rhizom von *Pteris aquilina*. Die vier Punkte bezeichnen die Stellung des Erstlingsholzes (Ring- und Schrauben-Leitzellen). 20/1.

#### Tafel XXV.

Die Figuren 5, 6, 7, 8 sind halb schematisch.

Fig. 5. Leitbündel aus dem Rhizom von *Pteris aquilina*, Querschnitt. Deutlich bicollateral. Mit zwei Erstlingsholz-Gruppen. 57/1.

Fig. 6. Kleines Leitbündel aus dem Rhizom von *Pteris aquilina*. Querschnitt. Mit einer Erstlingsholz-Gruppe. Es liegt hier der zuweilen eintretende Fall vor, dass die beiden Bastzellen-Streifen zusammenschliessen. 57/1.

Fig. 7. Querschnitt durch das Wurzel-Leitbündel von *Pteris aquilina*, mit bicollateraler Anordnung. 95/1.

Fig. 8. Ein Leitbündel aus dem Blattstiel von *Pteris aquilina*. Querschnitt. Die einfachen Leitzellen g liegen zu beiden Seiten des Holztheils in zwei getrennten Gruppen. Die Bastzellen d bilden einen geschlossenen Ring. 95/1.

Fig. 9. Theil aus dem Querschnitt durch ein Leitbündel des Blattstiels von *Pteris aquilina*, einem Stumpfzellen-Strang n nebst dem angrenzenden Erstlingsholz h und den Geleitzellen b zeigend. 145/1.

Fig. 10. Längsschnitt eines ähnlichen Stumpfzellen-Stranges aus dem Blattstiel von *Pteris aquilina*. Bezeichnung wie in Fig. 9. 200/1.

Fig. 11. Hälfte einer einfachen Leitzelle aus einem Längsschnitt durch den Blattstiel von *Pteris aquilina*. Den protoplasmatischen Wandbelag mit den eiweissartigen Körnchen zeigend. 720/1.

#### Tafel XXVI.

Sämmtliche Abbildungen dieser Tafel sind in 1100/1facher Vergrösserung unter Benutzung eines Seibert'schen Objectives für homogene Immersion von  $\frac{1}{12}$ " Brennweite angefertigt.

Mit Ausnahme von Fig. 13 und 32, welche nach Schnitten in natürlichem Zustande entworfen, sind die Zeichnungen von Präparaten entnommen, welche dem auf Seite 454 beschriebenen Quellungs- und Färb-Verfahren unterworfen waren.

In sämtlichen Figuren ist die primäre Zellwand (Mittellamelle) grau schattirt und mit x bezeichnet.

Fig. 13. Stückchen aus der Längswand des Parenchyms im Rhizom von *Struthiopteris germanica*. Längsschnitt. Die Wand erscheint in der Flächenansicht und der Zellinhalt ist durch den Schnitt entfernt.

Fig. 14. Pore im Parenchym des Rhizoms von *Struthiopteris*. Das Protoplasma der Zellen und der Poren ist beim Schneiden herausgerissen.

Fig. 15, 16, 17, 19, 20. Längsschnitt aus dem Parenchym des Rhizoms von *Struthiopteris germanica*, verschiedene Poren mit den sie erfüllenden Protoplasma-Fäden zeigend. Das Protoplasma der Zellen ist in diesen Figuren wie in allen anderen nur in der unmittelbaren Nähe der Poren gezeichnet, während es in Wirklichkeit die ganzen Wände bekleidet.

Fig. 18. Aus einem Längsschnitte der Geleitzellen im Leitbündel des Rhizoms von *Pteris aquilina*. Die protoplasmatischen Fäden sind körnig, was bei den Geleitzellen nur selten der Fall ist. Den gewöhnlichen Fall zeigt Fig. 21.

Fig. 21. Pore zwischen zwei Geleitzellen von *Pteris aquilina*, Rhizom. Die Fäden bestehen aus durchsichtiger, anscheinend homogener Substanz.

Fig. 22. Pore zwischen einer Siebzelle und einer Geleitzelle im Rhizom von *Struthiopteris*. Die Fäden sind nicht körnig, zeigen jedoch in Abständen von je ein Drittel der Länge des Fadens kleine Anschwellungen. Die Siebzelle liegt in der Figur nach oben hin, die Geleitzelle nach unten.

Fig. 23. Pore zwischen zwei Geleitzellen des Rhizoms von *Struthiopteris*. Die Fäden zeigen keine merkliche Körnung.

Fig. 24. Aus einem Querschnitt durch das Rhizom von *Pteris*. Ein kleiner Zwischenzellraum des Parenchyms mit Protoplasma gefüllt. Die drei angrenzenden Zellen haben ihren Inhalt beim Schneiden verloren, ebenso ist der den Zwischenzellraum mit einer Zelle verbindende Protoplasma-Faden aus der offenen Pore herausgerissen, so dass letztere leer ist.

Fig. 25. Pore zwischen einer Siebzelle (in der Abbildung oben liegend) und einer Geleitzelle (unten) im Rhizom von *Struthiopteris*. Fäden an den Enden körnig, in der Mitte nicht.

Fig. 26. Längsschnitt aus dem Rhizom von *Pteris aquilina*. Wand zwischen zwei Siebzellen. Die dieselben verbindenden Fäden sind nicht körnig und bestehen aus eiweissartiger Substanz.

Fig. 27. Siebporen zwischen zwei Siebzellen im Ausläufer von *Struthiopteris*. Fäden nicht körnig, mit je zwei Anschwellungen.

Fig. 28. Poren zwischen zwei Zellen des Parenchyms im Rhizom von *Pteris*. Fäden, körnig, sehr dick.

Fig. 29, 30. Poren zwischen je zwei Siebzellen. Rhizom von *Pteris*. In Fig. 29 sind die Fäden gleichmässig stark. Bei Fig. 30 zeigen sie in der Mitte eine Anschwellung.

Fig. 31. Pore zwischen einer Siebzelle (nach oben liegend) und einer Geleitzelle (unten) im Ausläufer von *Struthiopteris*. Fäden nicht körnig, gleichmässig dick.

Fig. 32. Pore in der Längswand des Parenchyms im Rhizom von *Struthiopteris*. Ungequollen und ungefärbt. Protoplasma beim Schneiden entfernt. Die

Pore erscheint geschlossen; die die Wand durchsetzenden protoplasmatischen Fäden werden erst nach starker Quellung und Färbung deutlich.

Fig. 33. Pore zwischen zwei Geleitzellen im Rhizom von *Pteris*. Die protoplasmatischen Fäden sind ausnahmsweise lang und körnig. Das gewöhnliche Vorkommen zeigt Fig. 21.

Fig. 34. Kleiner Zwischenzellraum im Rhizom von *Pteris aquilina*, mit Protoplasma gänzlich erfüllt. Die Abbildung zeigt einen Faden von körnigem Protoplasma, welcher den Zwischenzellraum mit einer der angrenzenden Zellen verbindet.

-----



Ueber isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der europäischen, speciell der deutschen Flora.

Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Laubblätter.

Von

Dr. Emil Heinricher.

Privat-Dozent der Botanik in Graz.

(Hierzu Tafel XXVII—XXXI.)

Gelegentlich einer Untersuchung der artenreichen Gattung *Centaurea* machte ich die Beobachtung (welche ich a. a. O.<sup>1)</sup> auch kurz schon erwähnt habe), dass bei 70 pCt. der Arten einen sogenannten „centrischen“<sup>2)</sup> Bau besitzen. Da sich unter diesen Arten

1) „Der abnorme Stengelbau der Centaureen anatomisch-physiologisch betrachtet“. Ber. d. deutsch. botan. Gesellschaft, 3. Heft, I. Bd.

2) Ueber die Benennung dieses Blattbaues habe ich mich lange nicht entscheiden können. Die Ursache, warum mir die von De Bary angewandte Bezeichnung „centrischer Bautypus“ nicht gefallen will, liegt darin, dass dieselbe bei grossen, flächenartig entwickelten Blättern wenig zutreffend erscheint. Es existirt wohl eine Ebene, um welche herum beiderseits gleichartig die Anordnung der Gewebe erfolgt, es ist aber bei solchen Blättern schwer, ein Centrum sich zu denken, um welches die Anordnung stattfände, die ganze flächenartige Entwicklung widerstreitet dem Begriffe „centrisch“. — Für De Bary fiel dies weniger ins Gewicht, da der grösste Theil der damals bekannten Blätter und blattartigen Assimilationsorgane von „centrischem“ Bau wenigstens keine auffällige Entwicklung in die Fläche zeigte; eine Ausnahme bildeten nur die Myrtaceen mit „centrisch“ gebautem Laube, einige Phyllodien und Cladodien — aber auch in diesen Fällen ist die Flächenausbildung keine besonders grosse.

Sachs hat in seinen „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ (vgl. p. 593)



auch einige unserer häufigsten einheimischen befanden, hatte ich mir die Aufgabe gestellt, während des Sommers auf die Stellungsverhältnisse der Blätter dieser Pflanzen zu achten und schon damals den Gedanken gefasst, dass ein ähnlicher Blattbau als Ausdruck bestimmter Standortsbedingungen, sich wohl auch an europäischen Arten anderer Familien finden werde. Einige Excursionen, die ich im letzten Sommer während meines Aufenthaltes in Würzburg in der dortigen, für die vorgelegene Frage übrigens auch vorthellhaft ausgezeichneten Umgebung unternahm und weitere Beobachtungen

einen solchen Bau als „allgemeine Bilateralität“ zum Unterschiede von der dorsiventralen bezeichnet. So wie er an seinem dort angeführten Beispiele darthut, dass man Organe von „allgemein bilateralem“ Bau auch als quadrilaterale bezeichnen könne, ebenso lässt sich dasselbe von den flächenförmig entwickelten „centrisch“ gebauten Blättern sagen.

In dem Worte bilateral selbst liegt die Berechtigung, es in den verschiedensten Beziehungen anzuwenden. Wir können so die Ausbreitungen rechts und links einer medianen Achse (die Blätter rücksichtlich der beiden Spreitenhälften), ferner und wohl zunächst alle flächenartigen ausgebildeten Körper (wobei die gleiche oder ungleiche Ausbildung beider Flächen unbeachtet bleibt), und endlich auch nicht flächenartige Organe, an denen sich aber dem Baue nach zwei verschiedene Seiten unterscheiden lassen, bezeichnen. Die Benennung „bilateral“ ist in allen diesen Fällen an sich richtig, doch wird zum Verständniss in jedem Falle noch ein die Art der Bilateralität kennzeichnendes Beiwort nöthig sein. Sachs hat zunächst den Ausdruck bilateral im Sinne eines rechts und links angewendet (Lehrb. d. Botanik, IV. Aufl., § 27 Wachstumsrichtungen). Er sagt dort: „Die Bilateralität besteht nur darin, dass rechts und links von einem axilen Längsschnitt des Gliedes ganz ähnliche Wachstumsvorgänge stattfinden, aber doch so, dass die beiden Hälften einander nicht gerade wie Spiegelbilder gegenüber liegen müssen.“ In seiner Abhandlung über „Orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile“ (1878) und noch präziser in den „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ hat Sachs dann den Ausdruck bilateral in der oben bezeichneten Weise gebraucht und entsprechend specialisirt.

In dieser allmählig entstandenen genaueren Unterscheidung der verschiedenen Arten von Bilateralität liegt es begründet, dass wir in der Literatur den Begriff bilateral ohne Unterscheidung für die verschiedensten Fälle bilateraler Ausbildung angewendet finden; am häufigsten allerdings treffen wir ihn als schlechthin mit dorsiventral gleichbedeutend gebraucht.

Desshalb hoffe ich nicht, mir den Vorwurf der Sucht nach Einführung neuer Termini zu verdienen, wenn ich für die Bezeichnung von Organen, deren Struktur nach allen Seiten in der Hauptsache die gleiche ist, den Ausdruck isolateral einführe. In dieser Fassung kann derselbe in gleicher Weise für Gebilde von kreisförmigen Querschnitt wie für flächenförmig entwickelte gelten; wo es darauf ankommt, die letztere isolaterale Ausbildung noch besonders zu betonen, kann dies durch die Bezeichnung isobilateral erreicht werden.

im Würzburger botanischen Garten bestätigten diese Ansicht. Zur selben Zeit mit anderen Arbeiten beschäftigt, begnügte ich mich vorläufig, die nothwendigen Beobachtungen anzustellen und einige orientirende Untersuchungen auszuführen, doch habe ich mir hinreichendes Material für eine spätere Bearbeitung der Frage gesammelt.

Nachdem mich die letzten Monate hindurch dieses Thema beschäftigt, komme ich nun zur Vorlage der Untersuchungsergebnisse. Es hat sich zunächst die doch theilweise überraschende Thatsache ergeben, dass auch in unserer Flora der isolaterale Blattbau keine zu seltene Erscheinung ist, obgleich derselbe für die Dicotylen, meines Wissens<sup>1)</sup>, bisher nahezu ganz fremd geblieben war. Nur von *Lactuca Scariola* war ein solcher Blattbau allgemeiner bekannt, aber auch bei dieser Pflanze ist der isolaterale Blattbau nicht Regel, er schwankt vielmehr, je nach dem Standort, zwischen isolateralem und dorsiventralem.<sup>2)</sup>

Für das Unbekanntsein der Erscheinung spricht auch die Schematisirung, mit der man den Blattbau aller Wege als einen dorsiventralen bezeichnet. Wir werden aber zeigen, dass der isolaterale Blattbau eine weit grössere Verbreitung besitzt als bisher angenommen wurde und dass er nach Florengebieten von specifischem Charakter

1) De Bary (p. 423 ff., vgl. Anatomie der Vegetationsorgane) unterscheidet einen „centrischen“ und einen bilateralen Blattbautypus; ersteren gliedert er in zwei Hauptmodifikationen. Bei der einen ist das gesammte Mesophyll Chlorophyllparenchym, die medianen Zelllagen unterscheiden sich nicht zu bedeutend von den peripheren. Bei der anderen Modifikation sondert sich mehrschichtiges peripherisches Chlorophyllparenchym von einem mehr oder minder scharf abgesetzten, ihm ungleichen Mitteltheil oder einer Mittelschicht. Bei den Monokotylen ist der „centrische“ Blattbau überhaupt sehr verbreitet und finden sich unter ihnen zahlreiche Beispiele für beide Modifikationen.

Von den Dikotylen war De Bary das häufige Vorkommen „centrischen“ Blattbaues entschieden nicht bekannt, alle seine Beispiele gehören — ausser den Myrtaceen, Phyllodien- und Cladodienbildungen — zu den schmalen, nadelförmigen, lanzettlichen oder bandartigen Blattformen. So führt er als zur ersten Modifikation gehörig an die Blätter von *Dianthus Caryophyllus* und *D. plumarius*; als der zweiten die nadelförmigen Blätter vieler Gymnospermen, von Myrtaceen, Phyllodien- und Cladodienbildungen, ferner die lanzettlichen Blätter von *Statice monopetala*, *St. purpurea* und monokotylen-ähnlicher Eryngien.

2) Vgl. Stahl „Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standorts“ p. 9 und Wiesner „Monographie des Heliotropismus“ I. Thl.



immer mehr zunimmt, ja wahrscheinlich dort mindestens ebenso häufig oder häufiger ist als der dorsiventrale.

Die Untersuchung berücksichtigt vorwiegend dicotyle Pflanzen und umfasst 17 Familien, von denen 14 auch an europäischen Gattungen und resp. Arten isolateralen Blattbau aufweisen. Diese Zahlen liessen sich aber ohne Zweifel bei weiterer Untersuchung noch ansehnlich vermehren, doch genügt zur Illustration der Erscheinung das untersuchte und angeführte Material.

Es leuchtet ein, dass bei isolateralem Blattbau auch die Stellung der Blätter gegen den Horizont eine andere wird, als es die dorsiventraler ist, und wir sind darüber schon durch die bekannten Beispiele, welche die Myrtaceen mit solchem Blattbau bieten, unterrichtet. Auch isolaterale Blätter gewinnen, so wie dorsiventrale, in der Regel eine fixe Lichtlage, die in einem wie in dem anderen Falle auf die verschiedenste Weise erreicht wird. Wir werden aber auch sehen, dass im anatomischen Bau und in der Stellung alle Uebergänge zwischen streng isolateralen und prägnant dorsiventralen Blättern existiren.

Naturgemäss muss auf eine genaue Beschreibung des anatomischen Baues der untersuchten Blattgebilde eingegangen werden. Bis vor wenigen Jahren lag die Blattanatomie gar sehr brach, erst in den letzten Jahren ist sie durch eine Reihe werthvoller Arbeiten wesentlich gefördert worden. Ein uns Deutschen leider nicht einmal durch ein Referat näher zugänglich gemachter „Beitrag zur Blattanatomie“ wurde 1878 von Areschoug<sup>1)</sup> veröffentlicht. Dann folgen von deutschen Autoren: Haberlandt's<sup>2)</sup> „Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen“; Pick's<sup>3)</sup> Abhandlung „Ueber den Einfluss des Lichtes auf die

---

1) Minneskrift, utgifven af Kongl. Fysiografiska Sällskapet, Lund 1878. Soweit wir den zahlreichen Tafeln dieses Werkes entnehmen, berührt es das von uns speciell ins Auge gefasste Thema nicht. Die allgemeinen Resultate, zu denen der Forscher kam, sind uns leider verschlossen. Vielleicht sind sie zum Theil in Areschoug's Aufsatz (Engler's Jahrbücher, II. Bd., 1880) „Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die anatomische Struktur der Blattorgane“ enthalten.

2) Pringsheim's Jahrb., Bd. XIII, 1881.

3) Botan. Centralblatt, 1882.

Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes“ und Stahl's<sup>1)</sup> Abhandlung „Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter“. Ausserdem wäre Vesque's<sup>2)</sup> „L'Espece végétale, considérée au point de vue de l'anatomie comparée“ und eine Abhandlung Hentig's<sup>3)</sup> „Ueber die Beziehungen zwischen der Stellung der Blätter zum Licht und ihrem inneren Bau“ zu erwähnen. Trotz dieser Arbeiten finden sich noch manche Lücken in der Kenntniss vom anatomischen Bau der Laubblätter und auch einige theoretische Fragen sind noch nicht entschieden. In dieser Hinsicht wird das anatomische Detail vorliegender Studie zur Aufklärung beizutragen geeignet sein.

Da es schliesslich nahe liegt, auch die biologische Seite des isolateralen Blattbaues zu berühren, die (oder den) Faktoren kennen zu lernen, welche auf seine Ausbildung hinwirken, soll der Tabelle der untersuchten Pflanzenfamilien und -Arten eine Standortsangabe jeder Art und womöglich eine nähere Kennzeichnung der Beschaffenheit des Standortes beigegeben werden. Ich schöpfe diese Angaben aus De Candolle's „Prodromus Systematis naturalis regni vegetabilis“ und Willkomm's „Führer in's Reich der deutschen Pflanzen“.<sup>4)</sup>

Die Aufnahme auch nicht europäischer Pflanzen hat den Zweck, an diesen Beispiele für die weite Verbreitung eines solchen Blattbaues zu gewinnen und gleichzeitig zu zeigen, wie derselbe nach bestimmten Florengebieten zahlreicher wird und an Vollendung gewinnt.

Ich theile sonach den Stoff der Abhandlung in folgende Abschnitte:

- I. Verzeichniss der untersuchten Pflanzen-Familien und -Arten nebst Standortsangaben und Kennzeichnung der Beschaffenheit der Standorte.

1) Zeitschrift für Naturwissenschaft, N. F. IX, Jena 1883, und desselben Autors Abhandlung „Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms“, Botan. Ztg. 1880, p. 868.

2) Ann. d. sc. nat., Ser. VI, Tome XIII, 1882.

3) Botan. Centralblatt, Bd. XII, p. 415 ff., 1882.

4) Leipzig 1863.



- II. Die Stellung der isolateral gebauten Blätter gegen den Horizont; Form und äussere Charakteristik dieser Blätter.
- III. Anatomische Verhältnisse.
  - a) Descriptiver Theil.
  - b) Theoretischer Theil. Allgemeine Betrachtungen auf Grund der gefundenen anatomischen Thatsachen.
- IV. Biologische Betrachtungen.

## **I. Verzeichniss der untersuchten Pflanzen-Familien und -Arten nebst Standortsangaben und Kennzeichnung der Beschaffenheit der Standorte.**

### **Alsineae.**

*Alsine pinifolia* Bieb. In alpihus causicis (DeC.).

*Arenaria longifolia* Bieb. Ad Wolgam inferiorem (DeC.).

### **Boragineae.**

*Anchusa Italica* Retz. Madeira, Insulae Canariae; in Galliae mediae, Germaniae meridionalis et Helvetiae apricis solum, in Serbia et Thracia, circa mare Mediterraneum frequens. Syria, Mesopotamia, Persia, Asia minor. (DeC.)

In Weinbergen, an Wegen im Breisgau, bei Wien, in Tyrol (W.).

*Caccinia strigosa* Boiss. Crescit ad radices montis Demavend (Walpers).

### **Chenopodiaceae.**

*Salsola Kali* L. Auf salzigem Sandboden, am Meeresstrand häufig (W.).

### **Compositae.**

*Aster Amellus* L. Auf Wiesen, an Rainen und Aeckerrändern; sehr veränderlich. (W.)

*Artemisia* (sp.?, *camphorata* L.). Auf sonnigen Brachfeldern, sterilem Boden bei Tüngersheim (Franken). leg. H.

*Boltonia diffusa* Ell. In Americae borealis pinguibus humidis inter Chatahouée et Alabama. (DeC.)

*B. glastifolia* L'Hér. In Amer. boreali a Pennsylvania ad Carolinam; ad ripas rivulorum et paludum.

*Centaurea Cyanus* L. Standorte bekannt.

*C. foliosa* Boiss. et Kotschy (Syria septentrionali). Ad fontem Feng. copiosae divulgata. (Herbar-Etiquette im kgl. botan. Museum zu Berlin.)

*C. Jacea* L. Auf Wiesen, Grasplätzen, an Rainen und Acker-rändern; sehr veränderlich (W.).

*C. macrocephala* Muss. Puschk. In Iberiae montibus et collibus (DeC.).

*C. mucronifera* DeC. In Cappadocia ad Euphratem (DeC.).

*C. regia* Boiss. Mesopotamien. (Herbar-Etiquette im königl. botan. Museum zu Berlin.)

*C. nigra* L. In Europae pratis et ruderalis (DeC.). In Gebirgs-gegenden, an waldigen (!) Orten (W.).

*C. orientalis* L. In Tauria, Sibiria (DeC.).

*C. Scabiosa* L. Auf trockenen, steinigen Hügeln, Acker-rändern, auf Brachäckern (W.).

*Cirsium arvense* Scop. (*Serratula arvensis* L.). In vineis, arvis et agris praesertim arenaceis Europae (DeC.).

*Galatella linifolia* Nees. In Amer. bor. umbrosis (!) siccis a Virginia ad Pennsylvaniam (DeC.).

*G. punctata* DeC. In Europa ab Hispania ad Caucasum (DeC.).

*Linosyris vulgaris* L. Auf trockenen, bebuschten Hügeln in Süd- und Mitteldeutschland stellenweise, besonders auf Kalkboden (W.).

*Marschalia caespitosa* Nut. In America boreali ad Red-River (DeC.).

*Pyrethrum Balsamita* Willd. In Oriente, in virgultis prov. Karabagh Persiae (DeC.).

*P. multifidum* DeC. In Oriente (DeC.).

*P. Tanacetum* DeC. In Europae siccis muris, in Hetruria, Helvetia, Gallia australi (DeC.).

*Solidago mollis* Bartl. Nordamerika.

*S. rigida* L. America boreali, in montanis a Nova Caesarea ad Carolinam (DeC.).



*Tragopogon orientale* L. (*Tr. undulatum* Jcq.). In pascuis montosis et subalpinis Carpathorum, Cappadociae, Tauriae (DeC.). Auf feuchten Wiesen, namentlich in weiten Stromthälern, Elbthal von Böhmen bis unter Dresden, Rhein-, Oder- und Unter-Innthal (W.).

Cruciferae.

*Crambe maritima* L. In arenosis maritimis secus Oceanum Mediterraneum (DeC.). Am Seestrand in Holstein und Mecklenburg (W.). *Diplotaxis tenuifolia* DeC. In glareosis apricis Europae (DeC.).

*Moricandia arvensis* DeC. In Europae australis arvis  $\beta$ . *Brassica suffruticosa* Desf. in Hispaniae etc., collibus siccis (DeC.).

Dipsaceae.

*Dipsacus sylvestris* Mill. In ruderatis Europae et Sibiriae (DeC.). An Wegen, Waldrändern, auf Schutt, Feldern (W.).

*Scabiosa ucrainica* L. In sterilibus Europae australis ab Hispania ad Tauriam etc. (DeC.).

Labiatae.

*Satureia mutica* Fisch. et Mey. In Caucasi ditione Swant, in Turcomania, ad Euphratem (DeC.).

*Stachys lavandulaefolia* Vahl. In Asia a Caucaso et Armenia usque ad Persiam australem (DeC.).

Lineae.

*Linum tenuifolium* L. In collibus aridis Europae (DeC.). Auf trockenen, steinigen Hügeln, namentlich auf Kalkboden, besonders in den Rheingegenden und Süddeutschland (W.).

Papaveraceae.

*Papaver spicatum*. Griechenland.

*Glaucium luteum* Scop. Auf Sandplätzen, auf Hügeln in Untersteiermark etc. (W.).

Papilionaceae.

*Sarothamnus Scoparius* Wimm. An sonnigen Plätzen, besonders auf Sandboden in Haidegegenden (W.).

*Scorpiurus vermiculata* L. und *Sc. subvillosa* L. In arvis regionum Mediterraneum (DeC.).

*Spartium junceum* L. In Europae australis asperis apricis (DeC.). Auf sonnigen Hügeln in Südkrain (W.).

*Genista tinctoria* L. In pascuis et sylvulis Europae (DeC.). Fast überall auf trockenen, sonnigen Hügeln, Waldwiesen etc. (W.).

*Halimodendron argenteum* DeC. In campis aridis, salsis ad Irtim et in Iberia (DeC.).

Plumbagineae.

*Armeria vulgaris* Willd. Auf trockenen Grasplätzen, in Sandgegenden häufig (W.).

Polygoneae.

*Atraphaxis lanceolata* DeC. In Rossia media et australi, deserto Caspio etc. (DeC.).

Ranunculaceae.

*Delphinium Consolida*. Unter Saaten.

*Nigella damascena* L. Inter segetes totius regionis Mediterraneae (DeC.).

Rubiaceae.

*Asperula longiflora* Waldst. et Kit. In asperis apricis montanis Croatiae, Corinthiae (DeC.).

*Galium purpureum* L. Auf steinigen Hügeln in Südtirol und Kärnten (W.).

Scrophularineae.

*Chelone barbata* Cav. (*Pentstemon barbatus* Nutt.). In Mexico, in ditione Oaxaca (DeC.).

*Chelone* (*Pentstemon*) *Torreyi* DeC. Versus montes Scapulosos (DeC.).

Sileneae.

*Agrostemma Githago* L. Unter Getreidesaaten.

*Dianthus Caryophyllus* L. Verwildert hier und da auf Mauern (W.).

*Silene inflata* Smith. Auf trockenen Wiesen, Hügeln, an Rainen, felsigen Orten (W.).

*Silene paradoxa* L. In Italia, Gallia, Anglia.

Umbelliferae.

*Anethum Sowa* Roxb. In India orientali (DeC.).

*Bupleurum falcatum* L. In sepibus dumetisque siccis Europae (DeC.).

*B. rotundifolium* L. Unter der Saat auf Thon- und Kalkboden (W.).

*Eryngium campestre* Willd. In campis aridis Europae praesertim mediae et australis (DeC.).



*E. maritimum* L. Am Strand der Nord- und Ostseeküste (W.).

*Falcaria Rivini* Host. An Ackerrändern, Rainen, Wegen, besonders auf Kalk- und Sandboden (W.).

*Foeniculum vulgare* Gaertn. In apricis incultis Europae (DeC.).

*Turgenia latifolia* Hoffm. Unter der Saat in den Rheingegenden, in Schwaben, Oberbaiern etc. (W.).

Verbenaceae.

*Verbena officinalis* L. Auf Schutt, auf Wegen, Mauern verbreitet.

## II. Die Stellung der isolateralen Blätter gegen den Horizont; Form und äussere Charakteristik dieser Blätter.

Bilaterale (isobilaterale) Organe sind nach Sachs den radiären beizuzählen und verhalten sich physiologisch wie diese, sie sind den äusseren richtenden Kräften gegenüber orthotrop. Auch die isolateral gebauten Blätter folgen, innerhalb gewisser Grenzen, diesem Gesetz. Dies zeigen uns schon die von früher her bekannten Fälle isolateral gebauter Blätter aus der Familie der Myrtaceen, die Phyllodien der Akazien u. a., ebenso gilt dies von den Blättern der von uns beobachteten Pflanzen.<sup>1)</sup> Uebrigens ist bei diesen ein ganz

1) Die Blätter der Myrtaceen und zahlreiche Phyllodien sind übrigens ihrer Stellung nach nicht orthotrop in dem Sinne der Sachs'schen Definition dieses Begriffes; denn sie bringen zwar ihre Blattfläche in die Richtung der äusseren wirkenden Kräfte (Verticalstellung), nicht aber ihre Achse. Bekanntlich stehen sie von dem Tragorgan mehr minder senkrecht ab. Man müsste deshalb diese Blätter weder orthotrop noch plagiotrop nennen, so wie Sachs die Brutknospen von *Marchantia*, welche noch im Brutbecher stehen, wegen der horizontalen Lage ihrer Vegetationspunkte (übrigens ist die Wachstumsaxe der Brutknospe eine verticale, horizontal liegen die für den späteren Thallus bestimmten Vegetationspunkte) weder orthotrop noch plagiotrop nennt.

Doch dürfte es nicht falsch sein, auch diese Blätter ihrer Lage nach als orthotrope zu bezeichnen. Für die Stellung der Organe ist eben nicht die Lage

vollkommen isolateraler Bau selten erreicht — ja, wenn wir auf die Gewebedifferenzierung der Stränge achten, nie vorhanden. Auch lassen sich alle Uebergänge von dem Bau dorsiventraler Blätter zu dem isolateraler auffinden, welche Verhältnisse auch auf die Stellung der Blätter Einfluss nehmen. Den vollkommensten Grad in der isolateralen Ausbildung erreichen die Myrtaceen — wo in Folge des beiderseits des Xylems auftretenden Phloëms die Isolateralität auch auf das Stranggewebe übergegangen ist.

Wenn wir nun zunächst im Allgemeinen die Art und Weise betrachten, mit welcher die isolateralen Blätter der von uns beobachteten Pflanzen die verticale Lage ihrer Spreiten erreichen, so finden wir, dass Krümmungen und Torsionen hierbei in Verwendung treten. Am häufigsten wird sie durch eine an der Blattbasis erfolgende Krümmung gewonnen, seltener durch eine Drehung, die bei sitzendem Blatte an der Blattbasis, bei gestieltem im Blattstiele erfolgt, und durch welche die Blattfläche so vertical gestellt wird, dass eine Längskante des Blattes nach oben, die andere nach unten sieht — das ganze Blatt aber vom tragenden Stengel mehr minder horizontal absteht. Im ersteren Fall kommen die Blattspreiten zur verticalen Tragachse in eine tangential, im letzteren in eine radiale Lage. Auch Krümmung und Drehung vereint werden angewendet.

Werden zur Erreichung der Vertical-Stellung der Blattspreiten Krümmungen allein angewendet, so müssen sich an einem senkrechten Sprosse die Blätter diesem dicht anlegen. Es geschieht dies auch in der That und tritt besonders dann hervor, wenn die in ihrer Achsel entstehenden Knospen in der Regel nicht zum Auswachsen kommen und klein bleiben. So ist es z. B. der Fall bei *Pyrethrum Balsamita*, *P. Tanacetum*, *Atraphaxis lanceolata*, *Solidago rigida*, *Linum tenuifolium*. Die kleinbleibenden Achselknospen bewirken hier nur eine geringe Ablenkung der Blätter, welche mit der Tragachse Winkel von 15—20° einschliessen. Solche Pflanzen sind

---

der Axe, sondern die laterale Beschaffenheit maassgebend. Die Stellung, welche isolaterale Organe anstreben, hat den Zweck, ihre allseits gleichen Flächen in die gleiche Lage zu den äusseren richtenden Kräften zu bringen; bei den isobilateralen Blättern (unter normalen Verhältnissen) die Spreiten vertical zu stellen; die Lage der Achse kann hierbei verschieden sein und ist jedenfalls von geringerer Bedeutung.



deshalb ihrem Habitus nach recht auffällig. — Ist aber die Verzweigung der Pflanzen eine starke, dann können selbst vollkommen isolaterale Blätter ihre orthotrope Natur durch ihre Stellung nur wenig zur Geltung bringen, da sie durch die sich entwickelnden Seitensprosse, passiv, mehr oder minder von der senkrechten Lage abgelenkt werden. So ist es z. B. bei den meisten Sileneen, so bei vielen Centaureen mit isolateralen Blättern, in beiden Fällen besonders bei schmalblättrigen Formen. Dadurch werden an den senkrecht stehenden Sprossachsen die Blätter in eine Lage gebracht, in der sie mit der Achse Winkel von  $35-45^{\circ}$  einschliessen. In anderen Fällen kommt eine gleiche Blattlage wohl auch wegen der nur unvollkommen isolateralen Ausbildung zu Stande.

Das zwangsweise Abweichen vieler Blätter von der verticalen Lage lässt sich leicht constatiren. Denn beachtet man z. B. an einer *Centaurea Cyanus* die Stengelblätter eines verticalen Sprosses, in deren Achsel keine Knospe zu weiterer Ausbildung gelangte, so finden wir von diesen Blättern die verticale Lage weit vollkommener erreicht, als von jenen, welche entwickelte Achselsprosse besitzen. An einem schief stehenden Seitenspross aber, der etwa unter einem Winkel von  $20^{\circ}$  von der verticalen Hauptachse abgeht und sich seinerseits nicht verzweigt, stehen sämtliche Blätter vertical, indem sich, unbekümmert um ihre Insertion, alle nach oben gerichtet haben und mit ihrer Tragachse denselben Winkel einschliessen, den diese mit der Hauptachse bildet. Daraus nun geht schon hervor, dass die Blätter an Haupt- und Nebenachsen ganz verschiedene Stellung in Bezug auf ihre Tragachse einnehmen; an den verticalen Hauptachsen trachten sie mit der Achse möglichst kleine Winkel zu bilden — an den Nebenachsen ist der Winkel zwischen Tragachse und Blatt nach der Stellung der Achse sehr verschieden, kann aber selbst über  $90^{\circ}$  hinausgehen.

Eine beachtenswerthe Erscheinung ist es, dass wir bei den von uns untersuchten Pflanzen mit wenigen später anzuführenden Ausnahmen (und diese umfassen bis auf einen Fall nur zusammengesetzte Blätter) sitzende Blätter und zwar in der Mehrzahl der Fälle mit ziemlich breiter Basis, scheidig sitzende, vorfinden. So ist es bei den Sileneen, bei einer grossen Zahl von Compositen, bei Umbelliferen, ferner *Glaucium*



*luteum*, *Stachys lavandulaefolia*, *Chelone Torreyi*, *Cephalaria tartarica*, *Scabiosa ucrainica* u. a. Es liegt nahe, irgend eine Beziehung zwischen dieser Erscheinung und dem isolateralen Blattbau zu suchen, in der breiten, scheidigen Insertion eine vortheilhafte, die verticale Stellung dieser Blätter fördernde Einrichtung zu erblicken. Für die aufrechten Sprosse ist der Vortheil einer solchen breiten Blattinsertion in der That unmittelbar einleuchtend; durch diese breite Unterstützungsfläche wird es den Blättern leicht möglich, die schon auf früher Entwicklungsstufe gewonnene verticale Stellung<sup>1)</sup> auch späterhin beizubehalten und einer Lagenänderung in Folge der Schwere des Blattes zu begegnen. Lange Blattstiele fehlen, denn sie würden das Balancement der Blattfläche nur erschweren; deshalb wohl sehen wir bei jenen Myrtaceen, welche gestielte isolaterale Blätter besitzen, die Blattspitzen nicht durch eine Krümmung des Blattstiels vertical gestellt werden, in der Weise, dass die Blattspitze nach oben, die Basis nach unten sähe, sondern durch eine Torsion im Blattstiele, wobei die Blätter von der Tragachse (verticalen) mehr minder horizontal abstehen.

Die einfachste Weise, wie die verticale Stellung der Blätter an senkrechten Sprossen erreicht und festgehalten werden kann, wird gleichsam durch die Anwendung von mit breiter Basis sitzenden Blättern gelöst. Auch vermeidet eine solche Insertion eine zu weit-

---

1) Auf dem stärkeren Wachsthum der Blattunterseiten beruht ja nach Sachs (vergl. sein Lehrbuch, IV. Aufl., p. 159) die Knospenbildung. Von de Vries wurde später („Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile“ in den Arbeiten des botan. Inst. zu Würzburg, Bd. I, p. 223 ff.) dieses hyponastische Verhalten der Blätter in ihrer ersten Jugend bestätigt. Die Hyponastie wird aber nach De Vries bald durch nun eintretende Epinastie übertroffen und in Folge dessen kommen die Blätter in eine zur Tragachse mehr oder minder senkrechte Lage.

Bei isolateral gebauten Blättern scheint nun die ursprüngliche Hyponastie selten durch darauf folgende Epinastie überwunden zu werden. Eine Prüfung dieser Blätter in Bezug auf Hypo- und Epinastie wäre überhaupt von Interesse. Jedenfalls tritt an ihnen die Epinastie sehr zurück und wahrscheinlich wird die Wachstumsenergie nach der ersten hyponastischen Periode der Blätter (wenn auch diesen eine solche zukommt) auf beiden Blattseiten wesentlich gleich, so, dass die Stellung der Blätter — ausser der wahrscheinlich vorhandenen primären Hyponastie, wesentlich aus den Wirkungen von Geo- und Heliotropismus und den durch Belastung erfolgenden Torsionen resultirt.

gehende Verschiebung des Blattes durch sich entwickelnde Seitensprosse. Weniger vortheilhaft erscheinen die breiten, scheidigen Blattbasen für die Blätter der von den Verticalen abweichenden Sprosse, da eben die breite Insertion die hier zur Erlangung der Verticalstellung der Spreiten nöthige, grössere Beweglichkeit an der Blattbasis einigermaassen behindert. Indessen sind in den meisten Fällen, wo wir derartige Blätter finden, die Pflanzen entweder solche, die sich normal bis in die Blüthenregion nicht verzweigen, wie z. B. *Boltonia glastifolia*, *Solidago rigida*, *Centaurea macrocephala*, *Ptarmica orientalis*, oder solche mit schmalen Blättern, bei denen die Beleuchtungsdifferenzen, und diese sind für die verticale Stellung gewiss vor allem maassgebend, sich weniger geltend machen (viele Sileneen); endlich auch solche, wie z. B. *Glaucium luteum*, bei denen die Bilateralität noch keine vollständige ist.

Eine Folge der sitzenden Blätter und dessen, dass die schon auf früher Entwicklungsstufe erreichte verticale Stellung nur beibehalten zu werden braucht, ist es, dass die Blätter diese Stellung besitzen, ohne auffällige Krümmungen zu zeigen. Mehr treten solche an Blättern hervor, wo stark entwickelte Achselknospen das Blatt aus der verticalen Lage ablenken; hier suchen in den basalen Theilen der Spreite auftretende stärkere Krümmungen jene wieder herzustellen.

Von Pflanzen mit isolateralen, mit breiter scheidiger Basis inserirten Blättern kenne ich nur *Lactuca Scariola* und *L. perennis* als solche, welche die Blattspreite auch durch Torsion in ihrem basalen Theile schief aufrichten oder vertical stellen.

Häufiger wird diese Erscheinung aber dort, wo die Blatininsertion schmal ist. Hier wenden also die Blätter eine Längskante nach oben, die andere nach unten; allerdings wird nicht immer eine völlig senkrechte Lage der Blattflächen erzielt — oft nur eine schiefe, es finden sich diesbezüglich an den Blättern einer und derselben Pflanze Verschiedenheiten. Recht vollkommen zeigt eine auf solchem Wege erlangte senkrechte Stellung der Blattfläche *Galatella punctata*; ein nicht blühender Spross ähnelt dann stark einem Spross von *Callistemon linifolius*. Minder senkrecht wird die Stellung der Blattfläche durch Torsion bei *Galatella linifolia*, *Aster*



*Amellus*, *Boltonia diffusa*, *Solidago mollis* u. a. In diesen Fällen verbindet sich mit der Torsion auch eine Aufwärtskrümmung der Blätter, die aber nicht so bedeutend wird, wie dort, wo eine Torsion fehlt. Die Blätter bilden in Folge dessen mit der Sprossachse Winkel von  $45-60^\circ$ , im Allgemeinen umsomehr einem rechten genäherte, in je günstigere Lage das Blatt durch Torsion allein gebracht wird. So beträgt dieser Winkel bei *Galatella punctata* schon bis  $80^\circ$ .

Wir haben nun noch einige besondere Fälle, wie die verticale Lage der Blattspreiten und Spreitentheile erreicht wird, zu betrachten.

Bei einigen tiefiederschnittigen Blättern, besonders höheren Stengelblättern (*Centaurea orientalis*), wird nicht die ganze Blattspreite vertical gestellt, sondern die Blattmittellippe steht mehr oder minder horizontal ab, die einzelnen Fiedertheile aber krümmen sich an ihrer Basis so, dass sie annähernd senkrecht aufgerichtet stehen. Die beiderseitigen Fiedertheile bilden zwei parallele Reihen, die Endfieder hat ihre Flächen senkrecht zu jenen der seitlichen gestellt. Solche Blätter bilden den Uebergang zu den zusammengesetzten isolateralen Blättern, bei denen ebenfalls die einzelnen Abschnitte für sich die verticale Stellung ihrer Spreiten gewinnen. So ist es bei den Umbelliferen mit isolateralen Blättern.

Die einfach fiederschnittigen Blätter von *Turgenia latifolia*, die aus dem scheidigen Grunde sofort in den Spreitentheil übergehen, stehen, vielleicht zum Theil passiv, durch die entwickelten Seitensprosse gezwungen, in der Regel mit einem Winkel von 60 und mehr Graden vom senkrechten Hauptsprosse ab. Der hierdurch unvollkommenen Lage helfen nun die einzelnen Fiedern durch Torsion an ihrem Basaltheil ab, durch welche sie ihre Flächen in eine der senkrechten ziemlich genäherte Lage bringen, die ihrerseits senkrecht auf der Mittellippe steht.

Complicirter gestaltet sich der Vorgang bei *Falcaria Rivini*, die an allseitiger Beleuchtung ausgesetzten Standorten ihre Spreitentheile besonders vollkommen vertical stellt und einen eigenthümlichen habituellen Eindruck gewährt. Ihr Gattungsname erscheint dann besonders zutreffend. Wir halten uns zur leichteren Verständigung der hier vorkommenden Vorgänge an den umstehenden Holzschnitt.



Der Scheidentheil geht sofort in die Lamina über; der mit  $\alpha$  bezeichnete Theil der Mittelrippe hat nur einen unbedeutenden Randsaum mit Assimilationsgewebe und steht mit seiner Fläche horizontal. Die weitere Fortsetzung der Mittelrippe ( $b$ ) hat einen ebenso breiten Laminaranhang wie die einzelnen Fieder, er wird durch eine an der Ansatzstelle an das Stück  $\alpha$  erfolgende Torsion vertical gestellt so, dass eine seiner Längskanten oben, die andere unten liegt; gleichzeitig gelangt die Endfieder und die letzten Auszweigungen ( $III$ ) in die gleiche Lage und diese Theile werden überdies durch Krümmung bogig aufwärts gerichtet. Die Auszweigungen  $I$  u.  $II$  aber werden durch Krümmungen, deren Krümmungsebene mit ihrer Flächenausbreitung zusammenfällt, in mehr oder minder verticale Stellung gebracht.



Bei *Eryngium campestre* wird die orthotrope Stellung der einzelnen Fiedertheile des doppelt fiedertheiligen Blattes vorwiegend durch Drehung an den Basaltheilen der Fiederabschnitte erreicht. Zur Beförderung dieser Torsionen finden sich besondere Einrichtungen geschaffen.

Die unteren Stengelblätter besitzen zwischen Scheiden- und Spreitentheil einen am Querschnitte nahezu runden, nur oberseits etwas abgeflachten Stiel, in dem zahlreiche Gefäßbündel in mehreren Kreisen, oder besser, nicht völlig zum Kreise schliessenden Bogenstücken verlaufen. Aus der Orientirung der Xylemtheile lässt sich die Oberseite des Stieles ohne Weiteres erkennen (Fig. 3 b, Taf. XXX). Die höheren Stengelblätter entbehren dieses Stieles, die Scheide geht unmittelbar in die Blattspreite über. Unsere Fig. 3 a, Taf. XXX zeigt ein Stück eines unteren Blattes am Uebergang in die Spreite. *St* ist der Blattstiel, der in den medianen Theil übergeht, rechts und links zweigen Fiedertheile ab. Man bemerkt nun, dass dort, wo der mittlere Blatttheil sich ansetzt und die untersten Fiedertheile abgehen, die Laminarausbildung an den Innenkanten dieser Theile fehlt, offenbar deshalb, da sie bei dem spröden, festen Laube dieser Pflanze der Torsion ein bedeutendes Hinderniss bereiten würde. Der unterste rechte Fiedertheil ist in der Abbildung weiter aus-

geführt; wir sehen an ihm noch die erste, an seiner rechten Seite, abgehende Secundärfieder. Auch hier ist an der oberen Seite der abgehenden Fieder das Laminargewebe unterbrochen und die Mittelrippe der Primärfieder an die Kante gesetzt. Die Kante selbst wird von einem Polster, gebildet aus collenchymatischen Zellen, eingenommen (Fig. 3 c, Taf. XXX), das sich von der Mittelrippe der Primärfieder auf die der Secundärfieder hinüberzieht und den eines Laminaranhanges entbehrenden Winkel zwischen beiden Fiedern einnimmt. Der Nutzen, den diese Zelllage gewährt, leuchtet schon insofern ein, als sie ein Einreißen in Folge der Torsion bei der elastisch-nachgiebigen Natur dieser Zellen unwahrscheinlich macht; ich vermuthe aber auch, dass die Collenchymzellen bei der Torsion activ theilhaftig sind.

In den bisher betrachteten Fällen haben wir es mit ganzen oder zusammengesetzten Blättern zu thun gehabt, welche ihre mehr oder minder verticale Lage erreichen, so lange sie ihr Wachsthum noch nicht vollendet haben. Bei einer Lagenänderung der sie tragenden Stengel können ausgewachsene Blätter dieser Pflanzen nicht mehr durch eine neuerliche Bewegung zu der ihnen nun entsprechenden Stellung gelangen. Sowie wir aber unter den dorsiventralen Blättern solche kennen, die durch eigenthümliche Bewegungsorgane in den Stand gesetzt werden, auch im ausgewachsenen Zustand noch Bewegungen auszuführen, so scheint auch den isolateralen Blättern mancher Pflanzen eine gleiche Fähigkeit eigen zu sein. Mir ist zwar bisher nur ein Fall bekannt, doch dürfte er nicht der einzige sein. Die Pflanze gehört zur Familie der Papilionaceen — die ja an Pflanzen, deren Blätter Bewegungsorgane besitzen, besonders reich ist.

*Halimodendron argenteum*, ein in unseren botanischen Gärten recht verbreiteter Strauch, besitzt paarig gefiederte Blätter mit einem oder zwei Paaren kurz gestielter, seidenhaarer Blättchen. Seine Heimath sind die aridi et salsi campi ad Irtim et in Iberia. Die Blättchen dieser Pflanze scheinen nun mit Aengstlichkeit darauf zu achten, dass die direkten Sonnenstrahlen nicht eine Blattfläche treffen, sondern parallel den Blattflächen streichen. Es handelt sich hier also nicht bloß um die senkrechte Stellung der Blattflächen, sondern um eine Reihe weiterer, feinerer Bewegungen, welche die Blattstellung



immer in gebührende Uebereinstimmung mit den einfallenden Lichtstrahlen bringen müssen.

Ich hatte seiner Zeit nicht Musse, die Erscheinung genauer zu verfolgen, aber dass solche Bewegungen ausgeführt werden, ist zweifellos. Die Bewegung wird auch hier offenbar von den polsterförmigen Anschwellungen an der Basis der kurzen Blättchenstiele vollführt. Die Erscheinung verdient noch weitere Beobachtung, uns lag es nur daran, zu zeigen, wie auch eine dauernde Beweglichkeit der Blätter, so wie wir sie bei dorsiventral gebauten finden, auch isolateral gebauten eigen sein kann, wie an die Stelle einer, bis zu einem gewissen Altersstadium veränderbaren günstigen Lichtlage der Blätter, welche aber später fix wird und bei etwa geänderter Lage des Sprosses dann ungünstig sein kann, schliesslich bei den höchst angepassten Formen eine stets, auch vom ausgewachsenen Blatte jeder Zeit in entsprechender Weise corrigirbare Stellung der Blätter tritt.

Aus dem Vorangehenden entnehmen wir, dass die Bewegungen, welche die Blätter mit isolateralem Bau zur Erlangung einer mehr oder minder verticalen Lage ihrer Spreiten vollführen, wesentlich die gleichen sind, welche von den dorsiventral gebauten Blättern zur Erlangung einer günstigen Lichtlage ausgeführt werden und die Frank<sup>1)</sup> in eingehender Weise geschildert hat. Das Ziel der Bewegung ist ja in beiden Fällen das gleiche, das äusserlich verschiedene Resultat liegt aber in der abweichenden Organisation begründet; für das dorsiventrals Blatt ist eine Lage senkrecht auf das einfallende Licht die plagiotrope, für das isolaterale die orthotrope Lage parallel den einfallenden Lichtstrahlen das Angemessene.

Auch die Kräfte, welche den Anstoss und die Ausführung der zum Erreichen der fixen Lichtlage nöthigen Bewegungen und Wachsthumsvorgänge vollführen, werden die gleichen sein sowohl für die dorsiventralen als auch die isolateralen Blattgebilde. Ich verweise diesbezüglich auf die jüngst erschienene Abhandlung von Schmidt<sup>2)</sup>. Mechanisch zu erklären ist das Zustandekommen der orthotropen

1) „Die natürliche, wagerechte Richtung von Pflanzentheilen und ihre Abhängigkeit etc.“ von Dr. A. B. Frank, Leipzig 1870.

2) „Das Zustandekommen der fixen Lichtlage blattartiger Organe durch Torsion“. Berlin 1883.



Lichtlage der isolateralen Blätter entschieden leichter als die plagiotrope der dorsiventralen; das plötzliche Sistiren der Bewegung, beim Erreichen der orthotropen Lage ist in dem Maasse verständlich, als im Gegensatze das Verharren der dorsiventralen Blätter beim Erreichen der horizontalen Lage das Erklären schwierig macht.

In experimenteller Beziehung bieten die Pflanzen mit isolateralem Blattbau ein zur Lösung mancher Frage geeignetes Material. Ich habe nur zwei Versuche ausgeführt, die geeignet sind, die wirkliche orthotrope Natur der isobilateralen Blätter des weiteren zu befestigen. Bekanntlich drehen sich noch wachstumsfähige dorsiventrals Blätter, wenn man einen entsprechenden Pflanzenstock auf einem Gestell in umgekehrter Lage aufstellt, d. h. seinen Sprossgipfel nach abwärts, die Wurzeln zenithwärts kehrt, in Folge von im Blattstiel oder der Blattbasis erfolgender Torsion so um, dass wieder die Blattoberseiten nach oben, -unterseiten nach unten sehen. Das gleiche Experiment wurde mit einer eingetopften *Centaurea Jacea* (die isolateral gebaute Blätter besitzt) angestellt. Nur die obersten drei Blättchen waren noch nicht ausgewachsen. Es trat nun an diesen, wie zu erwarten war, keine Umkehrung der Blätter ein, wohl aber krümmten sich die Blättchen aufwärts, so dass sie mit dem Stengel nach seiner Basis hin ungefähr den gleichen Winkel einschlossen, den sie früher spitzenwärts mit ihm bildeten. Die Blätter gewannen also auch in dieser Lage der Pflanze dieselbe Stellung gegen den Horizont, welche sie an normal stehenden Pflanzen zeigen. Natürlich war bei dem Versuche eine geotropische Aufwärtskrümmung der Stengelspitze künstlich verhindert worden.

Der zweite Versuch ist folgender. Schneidet man Sprosse von Pflanzen mit ausgesprochen isobilateralem Blattbau (etwa von *Lepidium latifolium* L. oder *Pyrethrum Balsamita* u. s. w.) knapp oberhalb der Insertion eines noch wachstumsfähigen Blattes ab und extirpirt dann die Knospe oder den schon ausgewachsenen Spross aus der Achsel des betreffenden Blattes, so erhebt sich dieses, meist schon im Laufe der nächsten 24 Stunden und steht dann vollkommen senkrecht. Insbesondere die Entfernung der Achselknospe und zum Theil auch jene der Stengelfortsetzung ermöglicht es dem Blatte, die eigentlich von ihm angestrebte, seiner ihm inwohnenden Orthotropie angemessene Stellung einzunehmen. Es be-

weist dieses Verhalten, dass die Lage, welche die isolateralen Blätter in der Regel an den Sprossen einnehmen und wobei sie Winkel von 45 oder 30 Graden mit dem spitzenwärts laufenden Stengeltheil bilden eine innen passiv durch die Verhältnisse aufgenöthigte und nicht die ihrem Baue vollkommen entsprechende ist. Sie streben nach senkrechter Stellung, können aber diese nicht vollkommen erreichen, dasie durch Verzweigung und andere habituelle Eigenthümlichkeiten daran gehindert werden.

Die angeführten beiden Versuche zeigen also in der ganz verschiedenen Reaction, welche die Pflanzen mit isolateralem Blattbau gegenüber solchen mit dorsiventralem auszeichnet, dass die isobilateralen Blätter nicht nur ihrem anatomischen Baue, sondern auch ihrem physiologischen Verhalten nach in ihrer Organisation scharf charakterisirt sind.

Die vorstehend angeführten Thatsachen modificiren nun einen Ausspruch, den Sachs<sup>1)</sup> in seinen geistreichen Ausführungen über die Anisotropie im Pflanzenreiche gethan und der lautet: „Die aus einem streng orthotropen, radiären Organ hervorstehenden seitlichen Gebilde, Nebenwurzeln, Seitensprosse, Blätter, sind regelmässig plagiotrop und in vielen Fällen, wie zumal bei den Blättern, auch deutlich dorsiventral gebildet; umgekehrt entspringen aus plagiotropen Sprossachsen sehr gewöhnlich Blattstiele mit radiärem Bau und ebenso radiäre Seitensprosse.“

Es bilden aber, wie die doch recht verbreiteten isolateralen Blätter zeigen, orthotrope Organe auch wieder orthotrope. Die isolateralen Blätter sind so gewissermaassen ein Seitenstück gegenüber den anatomisch radiär gebauten Seitenwurzeln, die physiologisch dorsiventral sich verhalten. Denn der bilaterale Bau aller der von uns untersuchten Blätter ist nur im Assimilationsparenchym und der Epidermis ausgedrückt, das Stranggewebe aber ist dorsiventral und sonach noch das ganze Blatt anatomisch als dorsiventrales Gebilde hinreichend gekennzeichnet; den Reizwirkungen des Lichtes und der Schwere gegenüber erweist es sich aber als ein orthotropes Organ. Daraus erhellt auch, dass für die Reizwirkungen schon die radiäre, isobilaterale oder dorsi-

1) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, p. 862.



ventrale Anordnung bestimmter Gewebe-Elemente maassgebend sein kann. Noch deutlicher wird dies in vereinzelt Fällen, wo die isolaterale Struktur nur im Assimilationsgewebe ausgebildet ist, während die Epidermen von Ober- und Unterseite verschieden sind. Trotzdem kann auch von solchen Blättern eine vertikale Lage gewonnen werden.

Die Formen der isolateral gebauten Blätter sind sehr wechselnd; von den einfachen, linealen, kleinen Blättchen von *Linum catharticum* und *Linum tenuifolium* gibt es alle Gestalts- und Grössenübergänge bis zu den mächtigen Laubblättern einiger Centaureen, wie *C. macrocephala*, *C. regia*, *C. foliosa*, *C. gigantea* und den riesigen, schweren Blättern des Meerkohles<sup>1)</sup>. Ebenso finden sich unter den Pflanzen mit isolateralen zusammengesetzten Blättern solche mit relativ bedeutender Flächenentfaltung, wie z. B. *Eryngium campestre*, während andere sich in ungezählte schmale Fiedern zertheilen (*Foeniculum officinale*, *Anethum Sowa*). In dem letzterem Falle wird es für alle diese vielen, kleinen Theile schwierig, eine orthotrope Lage zu erreichen; sie scheinen wesentlich darauf berechnet zu sein, auch bei minder günstiger Lage noch allseits hinreichendes Licht zu bekommen, da bei ihrer zarten Zertheilung zu grosse Beleuchtungsdifferenzen zwischen Ober- und Unterseiten (ausser bei einer ausgesprochen plagiotropen Lage) gar nicht vorkommen.

Dem äusseren Ansehen nach ist der isolaterale Bau, abgesehen von der Stellung der Blätter, an der übereinstimmenden Färbung und Ausbildung beider Blattseiten leicht zu erkennen; diese Uebereinstimmung ist um so grösser, je mehr eine solche auch im anatomischen Bau zum Ausdruck kommt. Stark behaarte Pflanzen

1) Diese schweren Blätter erreichen die mehr minder vertikale Lage des grösseren Theiles ihrer Spreite auf eine ganz eigenthümliche Weise und dies wohl eben ob ihrer Schwere, bei der Krümmungen im Blattstiel zur Hebung der Spreite nicht ausreichen und ebenso Torsionen nicht zum Ziele führen könnten. Diese grossen gestielten Blätter stehen mehr minder horizontal, ob ihrer Schwere dem Boden sehr genähert, ab; die Spreite rechts und links der starken Mittelrippe aber krümmt sich orthotrop aufwärts und ebenso der Spitzentheil des Blattes. So gleicht das Blatt dann etwa einem nach der Blattbasis hin offenem Kahne. Die aufwärts gekrümmten Spreitentheile erfahren noch vielfache Faltung und Wellung und bieten deshalb ein krauses Aussehen. Die kleinen ungestielten Blätter der blühenden Sprosse werden in ihrer Gänze orthotrop gestellt.



zeigen dieselben Haarbildungen auf beiden Blattflächen. So sind die Blättchen von *Halymodendron* durch dichte Behaarung beiderseits seidenglänzend, und manche Centaureen-Blätter (z. B. *Centaurea mucronifera*) tragen beiderseits einen mächtigen, weichen Haarfilz, ebenso zeigt das Laub von *Papaver spicatum* beiderseits eine mächtige Haarlage, die hier so wie bei der genannten *Centaurea* in ihrer jederseitigen Mächtigkeit schon bedeutend die Dicke des Blattes übertrifft.

In der Regel ist jedoch auch an einem von der Pflanze losgetrennten Blatte ein Kennzeichen zur Unterscheidung von Blattober- und Blattunterseite vorhanden. Es liegt dies in der Ausbildung des Mittelnervs und der stärkeren Hauptnerven, die unterseits meist weit mehr vorspringen als oberseits. In einigen Fällen aber herrscht selbst in dieser Beziehung Uebereinstimmung zwischen beiden Blattseiten. Eine solche vollkommen gleichwerthige Ausbildung beider Blattflächen, bei der sich oben und unten am losgetrennten Blatte nicht mehr unterscheiden lassen, zeigen z. B. die Blätter von *Pyrethrum Balsamita*, *Athraphaxis lanceolata* und wenigen anderen.

### III. Anatomische Verhältnisse.

#### A. Descriptiver Theil.

Die anatomischen Verhältnisse der untersuchten Pflanzen, die verschiedenen Grade der Vollkommenheit, welche sie in Bezug auf isolateralen Bau erkennen lassen, sowie einige Uebergangsbildungen zwischen dorsiventralem und isolateralem Blattbau sollen wesentlich in der Reihenfolge der im I. Theil aufgezählten Familien an den interessanteren Objekten besprochen werden. Ich halte es für vortheilhaft, dieser Besprechung sowie zu Gunsten der folgenden Kapitel zahlreiche Abbildungen anzuschliessen. Die folgenden Zeilen mögen, da ich zu allgemeinen Folgerungen erst später schreite, als

eine Ergänzung der Tafeln, beinahe möchte ich sagen Tafel-Erklärung, angesehen werden. — Einige dem engeren Thema ferner stehende theorethische Fragen werden in Anmerkungen angefügt.

#### Borragineae.

*Anchusa Italica*, Fig. 1, Taf. XXVII, giebt ein Stück eines Blattquerschnittes.<sup>1)</sup> Die Epidermen von Blattober- und Blattunterseite sind gleich ausgebildet, Spaltöffnungen beiderseits reichlich vorhanden. Die grösseren Oberhautzellen der Blattunterseite auf unserer Abbildung haben in der nahen Insertion eines mächtigen Borstenhaares ihren Grund; dieselbe Bildung tritt aber, durch die gleiche Erscheinung veranlasst, auch auf der Oberseite ein. Jederseits ist eine Lage von Palissaden entwickelt, von denen die der Oberseite etwas höher sind und dichter stehen. In der Mediane verlaufen zwei Lagen parallel der Oberfläche gestreckter Zellen, die so wie die wohl ausgebildeten Scheiden der Stränge auch etwas Chlorophyll führen.

*Caccinia strigosa*, Fig. 2, Taf. XXVII. Stück eines Querschnittes. Die Blätter von *Caccinia str.* sind dorsiventral gebaut und stehen auch horizontal. Wir nehmen diese Abbildung nur auf, um zu zeigen, dass auch in dorsiventralen Blättern an der Unterseite eine typische Palissadenlage zur Ausbildung kommen kann. Die in der Figur nur schematisch angegebenen Epidermen von Ober- und Unterseite sind verschieden.

#### Compositae.

*Linosyris vulgaris*, Fig. 3, Taf. XXVII. Epidermen oben und unten gleich, beiderseits Spaltöffnungen reichlich vorhanden. Auf beiden Blattseiten 2—3 Lagen von Palissaden, die unteren an

1) Die Abbildungen sind in der Mehrzahl der Fälle Blattquerschnitten entnommen, man wolle aber deshalb nicht glauben, ich hätte nur „Querschnittsanatomie“ getrieben. Allein für die netznervigen, flächenförmigen Blätter der Dicotylen kommt es auf die Richtung der Schnitte (die senkrecht zur Flächenausdehnung der Blattlamina geführt werden) zur Achse des Organs wenig an, eben deshalb, weil vor Allem die Nervatur die Anordnung des Mesophylls beherrscht, diese aber auf jedem Schnitt in den verschiedensten Lagen getroffen wird.

Auch sind in den Abbildungen ob Zeit- und Raumersparniss Trichombildungen der Epidermen weggelassen. Interessantere hierher gehörige Fälle werden im Texte hervorgehoben.



Höhe etwas den oberen nachstehend. In der Mediane ein chlorophyllarmes, zuleitendes<sup>1)</sup> Parenchym.

*Solidago mollis*. Fig. 4 (a, b), Taf. XXVII. Der Bau ähnlich dem der vorhergehenden Pflanze. Das mediane zuleitende Parenchym entbehrt ganz des Chlorophylls oder enthält doch nur einige Körnchen davon; in den mittleren Partien des Blattes und in der Nähe der stärkeren Nerven ist es mehrschichtig, in den übrigen Stellen nur einschichtig. Die Stränge sind mit Parenchymscheiden versehen und bei den stärkeren werden diese durch ihnen ähnliche Zellen verstärkt, die bis unter die Epidermis herantreten. Fig. 4b giebt eine Flächenansicht des medianen Parenchyms und der, auch die feinsten Nervenastomosen (nicht bloß die Nervenendigungen, sondern ganze Netzschnitten werden hier wie bei anderen Pflanzen vielfach nur von Tracheiden gebildet) begleitenden Scheiden.

*Boltonia diffusa*. Die Ausbildung der beiden Blattseiten ist in Bezug auf die Epidermen und das Palissadenparenchym gleich zu nennen, nur um geringes steht die Mächtigkeit der Palissadenschichten unterseits nach. In der Mediane und den diesen benachbarten Theilen des Blattes wird das Palissadengewebe beider Blattseiten durch einige Lagen chlorophyllarmer oder -leerer Zellen unterbrochen, in den übrigen Partien finden wir das gesammte Mesophyll aus palissadenartigen senkrecht zur Fläche des Blattes gestellten Zellen bestehen; die in der Mitte befindlichen unterscheiden sich von den subepidermalen kaum, höchstens erscheinen sie etwas breiter und chlorophyllärmer. Unterbrochen wird dieses Palissadenmesophyll durch die sehr dicht stehenden, umschiedenen Stränge und durch reichlich vorhandene Drüsengänge mit öligem Inhalt.

*Boltonia glastifolia*. Fig. 5, Taf. XXIX. Bei dieser *Boltonia*-Art ist der isolaterale Bau weniger ausgeprägt, obgleich auch auf der Blattunterseite eine typische Palissadenlage zur Ausbildung kommt. Die Pflanze ist indess in einer später zu erörternden Beziehung von Bedeutung.

1) Die Bezeichnung „zuleitendes Parenchym“ gilt in dem Sinne, wie sie von Haberlandt in seiner „vergleichenden Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems“ eingeführt wurde.



*Solidago rigida*. Fig. 1 (a, b), Taf. XXIX. Die Blätter dieser Pflanze gehören zu den vollkommensten Fällen isolateraler Ausbildung. In ihrem Bau unterscheiden sie sich von den vorausgehend besprochenen wesentlich durch das Zurücktreten vom übrigen Assimilationsgewebe schärfer gesonderter Zellen in der Mittelebene des Blattes. Alle Stränge sind von wohl ausgebildeten Scheiden umgeben, die sich bei den stärkeren Strängen durch mehrere Lagen gleich gebildeter Zellen, welche bis an die Epidermen reichen, verstärken. An diese Scheiden Anschluss zu gewinnen, streben denn die Assimilationszellen, und auch Zellen der subepidermalen Lagen werden ob dieses Strebens häufig von der auf die Blattoberfläche senkrechten Stellung etwas abgelenkt. Sämtliche Zellen gehören wesentlich der gleichen Zellform an, nur einzelne Zellen in der Blattmitte sind etwas umgeformt, meist ziemlich horizontal gestellt und funktionieren als Zuleitungszellen; sie vermitteln den Verband derjenigen Assimilationszellen mit den ableitenden Scheiden, welche mit diesen nicht direkt in Verbindung zu treten vermögen. Die Netzanastomosen in den Blättern sind sehr dicht. Das Streben der Assimilationszellen nach den Strängen zeigen Flächenschnitte oder Blattstückchen, denen einerseits die Epidermis abgezogen wurde, sehr deutlich. Längs der Stränge sind die assimilirenden Zellen ungewöhnlich dicht gestellt, während sie davon entfernt weit schütterer stehen; so entstehen grosse Interzellularräume im Blatte. Bei durchfallendem Lichte erscheint die Mitte einer Netzschnur, wenn nicht ein Strangast nach ihr abgeht, daher hell. Schon der Querschnitt, Fig. 1a, Taf. XXIX, deutet den grossen Interzellularraum in der Mitte einer Netzschnur an, da nach links das Assimilationsgewebe um einen zweiten, in der Figur nicht mehr gezeichneten Strang sich gruppirt.

*Marschallia caespitosa*. Bringt im Bau ihrer Blätter dieselbe Eigenthümlichkeit wie *Solidago rigida* noch in erhöhtem Maasse zur Geltung. Die Strangscheiden sind sehr vollkommen ausgebildet, die mächtigen Palissaden gewinnen unmittelbar an jene Anschluss oder vermitteln den Palissaden gleich gestalteter, aber durch die Unregelmässigkeit ihrer Stellung abweichender Zellen.

*Centaurea Jacea*. Fig. 5 (a, b), Taf. XXVII. Diese Pflanze variirt nach dem Standorte habituell stark, besonders kann man

zwischen einer Schatten- und einer Sonnenform unterscheiden. Die erstere hat, ganz entsprechend den Ausführungen Stahl's über dieselbe Erscheinung an anderen Gewächsen, der Fläche nach weit grössere, aber der Dicke nach dünnere Blätter als die Sonnenform. Auch ist die Farbe des Laubes der Schattenform intensiver grün als bei den Sonnenpflanzen, bei denen sie einen Stich ins Grauliche besitzt.<sup>1)</sup> Ausserdem weichen Schatten- und Sonnenpflanzen auch durch die Stellung ihrer Blätter von einander ab; bei der Schattenform stehen höchstens die obersten, kleinen Blättchen etwas aufgerichtet (die grösseren mehr minder horizontal), während bei der Sonnenform alle Blätter ziemlich stark aufgerichtet sind.

In anatomischer Beziehung aber zeigen beide Formen deutlich die Neigung zu isolateraler Ausbildung ihrer Blätter, wenn schon Differenzen zu finden sind. Fig. 5a, Taf. XXVII giebt ein Stück eines Blattquerschnittes einer Sonnenpflanze wieder. Man sieht an beiden Seiten zwei Lagen von Palissaden; die Gruppierung dieser Zellen an der Unterseite erscheint um geringes lockerer. Die Mitte nimmt eine Lage von Schwammparenchym ein, vorwiegend horizontal gestreckte Zellen, die aber hier und da auch nach oben und unten Zelläste absenden. Auch das Blatt einer Schattenpflanze (Fig. 5b, Taf. XXVII) weist unterseits subepidermal eine wohl ausgebildete Palissadenlage auf, die darauf folgende Zelllage aber, die bei Sonnenpflanzen noch aus Palissaden besteht, nimmt eine der mittelsten Zellschicht nahekommende Ausbildung an, nähert sich der Form von Schwammparenchymzellen.

Ein ähnlicher Unterschied zwischen dem Bau der oberen und der unteren Blattfläche findet sich bei Pflanzen mit isolateralen Blättern öfter auch an den tiefer stehenden Blättern, Wurzelblättern, die für den Lichtzutritt minder günstig situirt sind, ausgedrückt. Bei *Centaurea Scabiosa* z. B. sind die zwei Palissadenlagen an der

1) Der Farbenunterschied dürfte zum Theil wenigstens mit dem grösseren oder geringeren Flächenwachsthum der Blätter in Zusammenhang stehen; durch dieses kommen die borstigen Trichome, welche die Epidermen bilden, entweder schütterer oder dichter zu stehen; im letzteren Falle tritt aber an der Blattfläche offenbar eine weit beträchtlichere Zerstreuung des Lichtes ein. Auch erscheinen und fühlen sich die Blätter der Sonnenform weit rauher an. Es mag aber dabei auch ein vermehrtes Auftreten der Trichome bei der Sonnenform mitwirken.



Unterseite der grundständigen Blätter merklich kürzer als an der Blattoberseite, welche Differenz an den höher stehenden Blättern mehr und mehr verschwindet.

Bei den *Centaureen* ist, wie schon erwähnt, ein isolateraler Blattbau äusserst verbreitet, ein ausgesprochen dorsiventraler kommt nur wenigen Arten zu. Wir geben in Fig. 1, Taf. XXVII noch ein solches Querschnitts-Bild des Blattes von *Centaurea macrocephala* entnommenes Bild. Auf beiden Blattseiten treten wenigstens zwei typische Palisadenlagen auf, die Mitte nimmt Schwammparenchym ein, das an seinen Zellen die Form von Palisadenzellen und typischem Schwammparenchym gleichsam combinirt zeigt. Im Chlorophyllgehalt dieser Zellen ist kein auffälliger Unterschied von den Palisaden bemerkbar. Die Strangscheiden enthalten etwas Chlorophyll; das Bestreben der Assimilationszellen, Anschluss an diese Scheiden zu gewinnen, tritt deutlich hervor.

Von Compositen mit vollkommen isolateral gebauten Blättern erwähnen wir noch *Tragopogon orientalis*, *Aster Amellus*, *Galatella punctata*, *G. linifolia* und *Silphium terebinthinaceum*.

Wir gelangen nun zur Besprechung einiger Compositen mit deutlich dorsiventralen Blättern, welche indess entschiedene Anklänge an den isolateralen Bau aufweisen.

*Artemisia*. Fig. 1, Taf. XXVIII. (Die Species wurde nicht bestimmt, vermuthlich war es *A. camphorata*; gesammelt wurde die Pflanze auf trockenem, starker Insolation ausgesetztem Brachfelde mit magerem Boden bei Tüngersheim in Franken.) Die dorsiventralsche Struktur kommt am meisten in dem verschiedenen Bau der Epidermiszellen von Blattober- und Blattunterseite zur Geltung. Jene der Oberseite übertreffen die der unteren an Höhe um mehr als das Doppelte, auch sind ihre Aussenwände etwas derber entwickelt und kommen wenige Spaltöffnungen oben, unten sehr zahlreiche zur Ausbildung. Geringer ist die Differenz zwischen Ober- und Unterseite im Assimilationsparenchym. An der Blattoberseite steht unter der Epidermis eine dichte Lage typischer Palisaden, welche auch an Chlorophyllgehalt vor dem übrigen Mesophyll etwas bevorzugt erscheint. Darauf folgt eine Schicht von ebenfalls senkrecht zur Oberfläche gestreckten Zellen, die jedoch nicht gerade, sondern mehrfach gebuchtete Längswände besitzen und so zur



reicheren Bildung von Interzellularräumen Veranlassung geben. Zwei mit dieser gleiche Zelllagen, von denen die äussere nur etwas gestrecktere und chlorophyllreichere Zellen führt, finden sich an der unteren Blattseite. Man wird kaum anders verfahren und auch diese drei Zelllagen als Palissaden bezeichnen; in der That sind sie solche, weisen aber mit ihren buchtigen Längswänden und der damit eintretenden Vergrösserung der Interzellularräume auch einen charakteristischen Zug des Schwammparenchyms auf. Die mittelste Zelllage besteht aus der Blattfläche parallel gestreckten Schwammparenchymzellen; die Strangscheiden sind gut entwickelt.

Ein ganz ähnliches Verhalten zeigen die Blätter von *Centaurea nigra*.

*Cirsium arvense*. Fig. 2, Taf. XXVIII. Bei den Blättern dieser Pflanze ist die Dorsiventralität nicht nur in den Epidermen, sondern auch im Assimilationsgewebe sehr scharf ausgeprägt, doch spricht sich in den äussersten Zelllagen der Blattunterseite eine Streckung der Zellen senkrecht zur Oberfläche aus, so dass die an die Epidermis anstossende Zellschicht in der That als eine niedrige Palissadenschicht aufgefasst werden kann.<sup>2)</sup>

#### Cruciferae.

*Moricandia arvensis*. Fig. 3 (a, b, c, d), Taf. XXVIII. Das ganze Mesophyll besteht aus wesentlich gleichen Zellen, welche alle senkrecht zur Blattfläche gestreckt sind<sup>1)</sup>; man kann sagen, das ganze Mesophyll bestehe aus Palissaden. Es fällt auch auf, dass häufig die subepidermalen Zellen kürzer sind als die der folgenden Zellenlagen. Die Epidermen beider Seiten sind gleich. In ihnen lassen sich Züge auffallend voluminöser Zellen, gleichsam ein Strom-

1) Diese angedeutete Tendenz zu isolateraler Ausbildung steht mit der schon von Stahl (l. c. p. 28) hervorgehobenen Thatsache im Zusammenhang, dass die fiederhaltigen Blätter von *Cirsium arvense* und vieler Compositen, ob Biegungen und Faltungen in ihrer Fläche die Theile des Blattes in die verschiedensten gegenseitigen Lagen bringen und dann ein krauses Aussehen erhalten. Auf diese Weise geht aber auch eine ausgesprochene Schattenseite für einen grossen Theil der Blattabschnitte verloren.

2) Ausgenommen subepidermale verstreut vorkommende Zellen mit besonderem Inhalt und eigenthümlicher, vielfach wechselnder Form. Ich werde die Anatomie dieser interessanten Pflanze in einer besonderen Abhandlung bringen.

geäder vorstellend, verfolgen, wie solche am Querschnitt der Fig. 3a an der Oberseite getroffen sind.

In typischer Weise ausgebildete Strangscheiden sind nicht vorhanden, obgleich ein engerer Anschluss der benachbarten Mesophyllzellen an die Stränge statthat. Unsere Fig. 3b zeigt die so entstehende Scheide eines Stranges an einem querdurchschnittenen Strang; man sieht, dass einzelne Zellen von den übrigen Mesophyllzellen in nichts abweichen. Fig. 3c zeigt die Scheidenzellen von der Fläche, wie sie dem unterhalb verlaufenden Strange aufsitzen. Man bemerkt sofort die mangelnde Längsstreckung der Scheidenzellen (?) parallel dem Strangverlauf; die Längsstreckung entspricht vielmehr der des übrigen Mesophylls, ist nur etwas geringer. Endlich sind die Zellen, in der Richtung der unter ihnen verlaufenden Stränge, wie Fig. 3c und d zeigen (dies ist aber oft noch viel deutlicher), häufig ohne gegenseitigen Verband.

*Crambe maritima*. Fig. 4, Taf. XXVIII, zeigt ein Stück eines Blattquerschnittes von der Blattoberseite bis zur Blattmitte. Das Bild bis zur unteren Epidermis würde wesentlich das gleiche zeigen, nur sind unterseits die subepidermalen Zellen minder dicht gestellt und lassen grössere Interzellularräume zwischen sich. Der Bau der Epidermis und die Vertheilung der Spaltöffnungen stimmt auf beiden Seiten überein. Das Blattmesophyll erinnert stark an jenes der vorangehenden Pflanze; noch weit mehr fällt es bei *Crambe* auf, ist hier sogar regelmässig so, dass die subepidermalen Lagen aus weit kürzeren Zellen bestehen, als etwa die dritte und vierte Zelllage jederseits.<sup>1)</sup> Die mittelsten Zellenlagen sind oft von minder regelmässiger Gestalt und werden auch breiter als die nach oben und unten folgenden Zellen. Strangscheiden sind in ziemlich typischer Entwicklung vorhanden.<sup>2)</sup>

1) Die kurzen subepidermalen Palissaden dürften so zu erklären sein, dass in den peripherischen Schichten eine Gefahr für Collabescenz der Zellen in Folge der Wasserverdunstung eher vorhanden ist, als in den tieferen, daher die Einschaltung von Querwänden und die Gliederung dieser Zellen geboten erscheint.

2) Isolaterale Blätter haben auch *Lepidium latifolium* L., *L. affine* Lebeb. und *L. graminifolium* Cav.



Dipsaceae.

*Scabiosa ucrainica*. Fig. 2, Taf. XXIX, stellt den an die Mittelrippe der Hauptfieder angrenzenden Theil des Blattquerschnittes vor und gewährt sicher ein interessantes Bild. Man kann das Blatt wohl vollkommen isolateral gebaut nennen, eine kleine Ungleichheit zwischen Ober- und Unterseite wird nur dadurch hervorgerufen, dass die Stränge aus der Mediane etwas nach unten verrückt sind.

Das ganze Blattmesophyll besteht im Grunde genommen aus einer Zellform, aus langgestreckten, zylindrischen Zellen. In wunderbar vollkommener Weise sind die Gefässbündel, die von sehr charakteristisch ausgebildeten, chlorophyllfreien Scheiden umgeben sind, als dasjenige Element gekennzeichnet, welches die Anordnung der Mesophyllzellen beherrscht; sie sind die Mittelpunkte, von welchen aus Zellreihen nach den Blattoberflächen ausstrahlen. Diese Zellreihen verlaufen theils gerade, theils in Bogenlinien; die ober und unter dem Gefässbündel liegenden Zellen bilden die geraden Reihen, je weiter von einem Strang gelegene, subepidermale Zellen mit jenem verbunden werden sollen, in um so gekrümmterer Bogenlinie geschieht dies. Für einige zwischen den Strängen liegende subepidermale Assimilationszellen, die einerseits zu entfernt von den Scheiden stehen und andererseits auch nicht Raum finden, um mit einer besonderen Zellreihe an die Strangscheide zu gelangen, wird ein Anschluss an die Scheide durch Vermittelung horizontal verlaufender Zellen erzielt. Diese erinnern theilweise an das Schwammparenchym anderer Blätter, da sie auch kurze Aeste treiben, um sich mit den von oben und unten kommenden Zellen zu verbinden. Sie sind jedoch relativ wenig zahlreich vorhanden; sie repräsentiren gleichsam andeutungsweise ein Schwammgewebe. So wie bei *Solidago rigida*, mit deren Blattbau *Scabiosa ucrainica* überhaupt einige Aehnlichkeit besitzt, sind auch hier die mitten innerhalb der Netzareolen der Stränge gelegenen Gewebepartien die an Interzellularräumen reichsten.

*Dipsacus sylvestris*. Die Blätter dieser Pflanze (nur die oberen Stengelblätter wurden untersucht) erinnern an den Bau jener der besprochenen *Artemisia*-Art, insofern eine Dorsiventralität an ihnen noch gut erkennbar ist, der ganze Bau jedoch schon mehr zu dem isolateralen Blätter hinneigt. Die Epidermen beider Seiten sind



nahezu gleich. Das gesammte Mesophyll besteht aus palissadenartigen Zellen, doch sind die der Oberfläche angrenzenden zwei bis drei Lagen typischer ausgestaltet und dichter gestellt. Die der Unterseite zeigen nämlich vielfach gebuchtete Längswände und sind, in Folge ihrer schütterten Stellung, von bedeutenden Intercellularräumen durchzogen. Auch die mittleren Zelllagen haben Palissadenform. Strangscheiden um die Gefässbündel sind vorhanden — sie führen kein oder doch nur spärlich Chlorophyll.

#### Labiatae.

Aus dieser Familie habe ich wenige Pflanzen untersucht und genügt mir das gepresste Material, über welches allein ich jetzt verfüge, nicht, mir anschauliche Bilder zu geben.

Isolaterale Blätter haben *Stachys lavandulaefolia* und *Satureia mutica*. Die Epidermen sind bei den Blättern beider Pflanzen auf Ober- und Unterseite gleich. Bei ersterer Pflanze scheint das Mesophyll vorwiegend aus zur Blattfläche senkrecht gestreckten, palissadenartigen Zellen zu bestehen, während bei *S. mutica* jederseits eine typische Palissadenlage vorkommt, während die Mediane von anders beschaffenen Zellen eingenommen wird; stellenweise nehmen die äussersten dieser Zellen noch Palissadencharakter an, so dass dort zwei Palissadenlagen oben und unten zu finden sind. Eine geringe Förderung der Palissaden der Oberseite in Bezug auf Längsstreckung und Chlorophyllgehalt ist bei beiden Pflanzen wahrnehmbar.<sup>1)</sup>

#### Lineae.

*Linum enuifolium*. Fig. 3, Taf. XXIX. Die schmalen Blättchen dieser Pflanze sind von recht interessantem Bau; der Ausbildung des Assimilationsgewebes nach sind sie den isolateralen Blättern beizuzählen, der Ausbildung ihrer Epidermen nach sind sie aber streng dorsiventral, denn die Bildung der Spaltöffnungen ist auf eine Blattseite beschränkt und zwar auf die morphologische Oberseite. Physiologisch ist also die Blattunterseite als Oberseite ausgebildet, auch in einer Förderung des Assimilationsparenchyms an der Unterseite ist dies theilweise ausgedrückt.

1) Dem isolateralen Bau nähern sich die Blätter von *Lavandula vera* DeC. und noch mehr von *L. Spica* DeC.

Die Beschränkung der Spaltöffnungen auf die Blattoberseite hat ihren Grund offenbar darin, dass diese Seite einer geringeren Verdunstungsgefahr unterliegt, als die untere. Die Pflanze kommt auf der Insolation stark ausgesetztem, nur geringen Pflanzenwuchs zulassendem steinigem Boden vor, der ungemein erwärmt wird und dadurch die nach unten sehenden Blattflächen einer starken Wärmestrahlung aussetzt. Die steil aufgerichteten Blätter sind deshalb auf der nach dem Stengel sehenden Seite der Verdunstung weniger ausgesetzt und haben daher auch die Ausbildung der Spaltöffnungen auf diese Blattseite beschränkt.<sup>1)</sup> Das Schutzbedürfniss gegen Verdunstung findet sich aber auch in der starken Verdickung der Epidermisaussenwände und der vertieften Lage der Spaltöffnungen ausgedrückt.

#### Papaveraceae.

*Papaver spicatum*. Die beiderseits von einer mächtigen Haardecke überzogenen Blätter sind vollkommen isolateral gebaut, auf beiden Blattseiten kommen zwei Palissadenlagen zur Ausbildung. Die Strangscheiden sind gut ausgebildet.

1) Ein gleiches Verhalten, Beschränkung der Spaltöffnungen auf die Blattoberseite, kennen wir schon (vgl. De Bary's Anatomie, p. 426) für die Blätter von *Passerina hirsuta*, *P. filiformis* und *P. ericoides*, nur ist in diesen Fällen ein voller Wechsel in der Ausbildung von Ober- und Unterseite eingetreten, indem letztere allein Palissadengewebe, erstere aber nur Schwammparenchym zeigt. Die Spaltöffnungen führende Oberseite ist bei den genannten *Passerina*-Arten stark behaart. In diesem Umstande glaubte Haberlandt den Grund für den Mangel des Palissadengewebes auf der Blattoberseite zu finden, die Haare sollten die Intensität des Lichtes in einer die Assimilation beschränkenden Weise dämpfen. Dies hat schon Pick widerlegt und ausgesprochen, dass die Trichome (speciell Filzhaare) wesentlich ein Schutz gegen zu grosse Verdunstung sind. Ich bin durch eigene Erfahrung mehrfach zu demselben Resultate gelangt und erwähne hier, dass sich unter den Pflanzen mit isolateral gebauten Blättern viele mit beiderseitigem Palissadengewebe und beiderseitigen mächtigen Haarfilzlagen finden, welche letztere an Mächtigkeit die Blattdicke um mehr als das Doppelte übertreffen. Ausgezeichnete Beispiele liefern *Centaurea mucronifera* und *Papaver spicatum*.

Die Umkehrung der Blattseiten, in physiologischer Beziehung, wird wohl auch bei den *Passerina*-Arten durch die Standortverhältnisse, welche von einer starken Wärmestrahlung des Bodens begleitet sein dürften, veranlasst sein. In der That sprechen die in De Candolle's „Prodromus“ angegebenen Standorte: *Passerina filiformis*; in promontorio, Bonae spei, *P. ericoides*; in Africa capensi und *P. hirsuta*; in toto ambitu maris Mediterranei, nicht gegen eine solche Annahme.



*Glaucium luteum* zeigt nur eine starke Tendenz zu isolateralem Blattbau, doch ist die Dorsiventralität im Blattmesophyll deutlich ausgesprochen, so dass dem gegenüber die Stellung der Blätter schon auffallend steil erscheint. Oberseits finden sich zwei mächtige Palissadenlagen, denen Schwammparenchym in der Mächtigkeit von drei bis vier Zelllagen folgt; die an der unteren Epidermis angrenzenden Zellen sind typische Palissaden, auch die folgende Schichte zeigt häufig mehr minder den Charakter solcher Zellen. Die Oberhaut ist beiderseits gleich. Die Strangscheiden sind ziemlich typisch entwickelt.

#### Papilionaceae.

*Genista tinctoria*. Die isolateral gebauten Blätter lassen eine geringe Förderung des Mesophylls der Oberseite erkennen. Dieses besteht in der Hauptsache aus zur Blattfläche senkrecht gestreckten Zellen, nur die mittelste Lage weist auch vereinzelte horizontal gestreckte oder überhaupt unregelmässigere, mehrarmige Zellen auf. Die Strangscheiden sind sehr vollkommen ausgebildet.

*Sarothamnus scoparius*. Fig. 4, Taf. XXIX. Der Blattbau ähnelt dem der vorausgehenden Pflanze stark. Die Förderung des vorwiegend aus Palissaden bestehenden Mesophylls an der Blattoberseite ist bei dieser Pflanze noch hervortretender, was mit einer Verschiebung der Stränge aus der Mediane gegen die Blattunterseite in Zusammenhang steht. Zwischen den einzelnen Strängen finden sich auch horizontal gestreckte Zellen eingeschoben. Die Scheiden der dicht gestellten Stränge sind sehr vollkommen und chlorophyllfrei. Unsere Abbildung stellt einen Blattlängsschnitt nahe der Blattmittelrippe dar; wir kommen auf diese Abbildung später noch zurück.

Wie mir einige flüchtigere Beobachtungen zeigten, besitzen auch die *Scorpiurus*-Arten *Sc. vermiculata* und *Sc. subvillosa* centrischen oder einem solchen doch genäherten Bau.

*Halimodendron argenteum*. Fig. 6, Taf. XXVIII. Die kleinen, beiderseits mit einem seidenhaarigen Filz bedeckten Blättchen sind vollkommen isolateral. Auf jeder Blattseite sondern sich zwei Lagen Palissaden von in der Mitte verlaufenden drei bis vier Lagen chlorophyllarmer oder desselben ganz entbehrender, horizontal gestreckter Zellen. Auffallend ist die äusserst dichte Stellung



der Palissaden und selbst die Zellen der Mittelschicht, des Schwammparenchyms, bilden nur kleine Interzellularräume. Es liegt darin offenbar ein Hinweis auf die Trockenheit der heimathlichen Standorte der Pflanze.

#### Plumbaginae.

Die grasartigen Blätter von *Armeria vulgaris* zeigen vollkommen isolateralen Bau. Das Mesophyll besteht dem Haupttheile nach aus palissadenartigen Zellen, die in lockeren Strängen, von reich entwickelten Interzellularräumen begleitet, das Blatt von unten und oben gegen die Mitte durchziehen. Hier schliessen diese Stränge entweder an die chlorophyllreichen Strangscheiden der Gefässbündel oder an horizontal gestreckte, wohl auch mehrarmig unregelmässige, schwammparenchymartige Zellen. Die Epidermen, die Vertheilung der Spaltöffnungen in ihnen, sind beiderseits gleich. Die Aussenwände der Epidermiszellen sind recht ansehnlich verdickt.<sup>1)</sup>

#### Polygoneae.

*Atraphaxis lanceolata*. Der Bau der Blätter ist vollkommen isolateral. Die Epidermen bestehen aus auffallend grossen Zellen mit stark verdickten Aussenwandungen, Spaltöffnungen sind beiderseits gleich häufig.

Das Mesophyll bildet jederseits eine Lage von Palissaden, welche sich aber durch eine Querwand häufig in zwei übereinanderstehende Zellen getheilt haben, und eine mittlere Lage Schwammparenchym, welches aus etwas horizontal gestreckten und chlorophyllarmen Zellen besteht. Die Stränge sind von einer typisch gebildeten Scheide begleitet. Die dichte Stellung der Palissaden und selbst der Zellen der mittleren Lage, sowie die starken mechanischen Belege der Gefässbündel weisen auf die bedeutende Trockenheit des heimathlichen Standortes hin.

#### Ranunculaceae.

*Delphinium Consolida*. Die fingerförmig-zertheilten Blätter zeigen isolateralen Bau, die Epidermen sind beiderseits gleich ge-

1) Auffallend erscheint mir bei dieser Pflanze der lockere Bau des Mesophylls, da ihr doch trockene Standorte eigen sind. Vielleicht erklärt sich dies dadurch, dass das untersuchte Exemplar im botanischen Garten an einer Mauer schattseitig stand und diese feuchte Localität wohl schon mehrere Jahre inne hat.

bildet, das Mesophyll besteht aus einer ringsherumgehenden Lage mächtiger Palissaden, innerhalb welcher sich ein vier bis fünf Zelllagen umfassendes, vorwiegend aus horizontal gestreckten Zellen bestehendes Schwammparenchym befindet. Strangscheiden heben sich von diesem Parenchym wenig ab.

Von Ranunculaceen habe ich ausser der später zu erwähnenden *Nigella damascena* keine untersucht; unsere deutschen Gattungen dürften auch kaum noch welche Art mit isolateralem Blattbau aufweisen, zweifelsohne aber werden sich solche unter den anderen Florengebieten angehörigen Arten finden.

#### Rubiaceae.

*Asperula longiflora*. Die linealen Blättchen haben eine recht vollkommene isolaterale Ausbildung. Im Bau der Epidermiszellen und in der Vertheilung der Spaltöffnungen herrscht volle Uebereinstimmung auf beiden Blattseiten. Das Assimilationsgewebe lässt eine geringe Förderung an der Oberseite erkennen; es besteht aus zwei Lagen von Palissaden jederseits und einem, aus vorwiegend horizontal gestreckten Zellen bestehenden zwei Zellschichten bildenden Schwammparenchym; in diesem liegen reichlich Raphidenbündel führende Zellen. Strangscheiden sind wohl ausgebildet; die Zellen derselben sind wo nicht Chlorophyll frei, so doch sehr arm daran.

*Galium purpureum*. Fig. 7, Taf. XXXI. Die Blättchen sind ausgesprochen dorsiventral, obschon auch an der Unterseite Palissaden nicht ganz fehlen. Die Strecke längs des Blattmittelnervs ist nämlich beiderseits gleich ausgebildet; hier sind sowohl die Epidermiszellen als das Mesophyll, das jederseits zwei Palissadenlagen bildet, übereinstimmend gebaut. Während sich aber oberseits die Palissadenlagen in gleicher Anordnung und Mächtigkeit rechts und links des Mittelnervs fortsetzen, tritt unterseits an diesen Stellen eine Aenderung ein, welche eben die Dorsiventralität der Blättchen bedingt; diese Blattpartien werden dem Durchlüftungsgewebe, typischem Schwammparenchym, eingeräumt. Unmittelbar an die untere Epidermis schliesst sich allerdings auch das Schwammparenchym mit kurzen, schütter gestellten Palissaden an. Auch die Epidermiszellen der Unterseite sind verschieden; sie sind viel niedriger als jene der Oberseite und haben wenig verdickte Aussenwandungen. Auf der Unterseite finden sich natürlich Spaltöffnungen weit zahl-



reicher ausgebildet. Das Schwammparenchym auch dieser Pflanze ist reich an Zellen mit Raphidenbündeln.

Den Blättern von *Galium purpureum* ähnlich gebaut — besonders rücksichtlich der Ausbildung längs des Mittelnervs der Fiedern, sind die Blättchen der Ranunculacee *Nigella damascena*.

#### Scrophularineae.

*Chelone Torreyi*. Fig. 5, Taf. XXVIII. Die isolaterale Ausbildung der Blätter ist eine vollkommene. Die Epidermen, die Anzahl der Spaltöffnungen sind beiderseits gleich. Das Mesophyll erinnert an jenes von *Moricandia*, es besteht durchweg aus zur Blattfläche senkrecht gestreckten, palissadenartigen Zellen. Jene der mittelsten Zelllage unterscheiden sich kaum von den peripheren Palissaden, höchstens sind sie hier und da um geringes breiter als diese. Auch bezüglich der Scheiden finden wir gleiche Verhältnisse wie bei *Moricandia*, d. h. typisch ausgebildete Scheiden fehlen den Strängen.

An diesen Bau erinnert auch *Chelone barbata*, doch bestehen hier noch Differenzen zwischen Blattober- und -Unterseite; die Mesophyllzellen der Unterseite nehmen an Höhe in dem Maasse ab, als ihre Breite zunimmt, wodurch der Palissadencharakter dieser Zellen sehr gemindert erscheint.

#### Sileneae.

Die Sileneen sind an Pflanzen mit isolateralen Blättern besonders reich; es dürften sich unter ihnen wenige Gattungen finden, welche nicht Arten solchen Baues enthielten. Wir führen nur einige Beispiele aus der deutschen Flora an.

*Silene inflata*. Fig. 1, Taf. XXX. Der Bau der Blätter ist vollkommen isolateral; das ganze Mesophyll besteht aus palissadenartigen Zellen und aus reichlich dazwischen eingestreuten, mehr oder minder in der Blattmitte stehenden, riesigen, kugeligen bis kurz cylindrischen Zellen, welche grosse Krystalldrüsen führen. Das dicht verlaufende Gefässbündelnetz ist von wohl ausgebildeten Scheiden umgeben, an welche die Palissaden ansetzen. Durch die grossen Krystalldrüsen führenden Zellen werden die von oben und unten kommenden Palissadenstränge vielfach zu Krümmungen und Abweichungen genöthigt; am Querschnitt erhält man den Eindruck, als würden die Palissadenreihen durch diese grossen Zellen nach den



Gefässbündeln abgelenkt, welche die Punkte vorzustellen scheinen, um welche die Gruppierung erfolgt. Für die Sileneen ist übrigens der Reichthum an Krystalldrüsen führenden Zellen überhaupt charakteristisch.<sup>1)</sup>

Eine vom dorsiventralen stark zum centrischen Bau vorgeschrittene Uebergangsbildung zeigen die Blätter von *Silene paradoxa*. Die Palissaden der Unterseite erscheinen etwas kürzer und weit schütterer gestellt als jene der Oberseite. In der Mediane kommen auch parallel der Blattfläche gestreckte Zellen ziemlich häufig vor.

Die Blätter unserer Kornrade, *Agrostemma Githago*, zeigen ebenfalls isolateralen Bau.

*Dianthus Caryophyllus*. Fig. 2, Taf. XXX. Diese Pflanze, wie auch *Dianthus plumarius* werden schon von De Bary unter den Beispielen „centrisch“ gebauter Blätter bei den Dicotylen angeführt. Auf die mit mächtig verdickter Aussenwandung versehenen Epidermen, in denen ober- und unterseits zahlreiche, in cylinderartigen Vertiefungen geborgene Spaltöffnungen sich befinden, folgen jederseits zwei bis drei Lagen von Palissaden. Die Blattmitte nimmt ein vorwiegend aus rundlichen, zum Theil auch etwas parallel der Blattfläche gestreckten Zellen bestehendes Schwammparenchym ein. Wie in der Regel, bei der Ausbildung eines derartigen Schwammparenchyms, finden sich scharf gesonderte Scheiden um die Stränge nicht gebildet.

#### Alsineae.

Wir schliessen diese Familie, die schon eingangs hätte besprochen werden sollen, zweckmässiger hier den Sileneen an.

1) Natürlich sind noch andere Familien durch dasselbe Vorkommniss ausgezeichnet. Ich möchte aber hier, eben jetzt, da man wieder vielfach mit der Frage über die Bedeutung des oxalsauren Kalkes für die Pflanzen sich beschäftigt, darauf aufmerksam machen, dass er in der Familie der Compositen (die ich diesbezüglich in der Literatur nicht erwähnt finde) constant zu fehlen scheint. Ich habe im vergangenen Jahr eine grosse Zahl von Compositen, von der Gattung *Centaurea* bei 100 Arten untersucht und nie Kalkkrystalle vorgefunden. Wenn man die Assimilationsprodukte dieser Pflanzen einer genaueren Untersuchung unterzöge, liesse sich vielleicht ein Fingerzeig über die Bedeutung des oxalsauren Kalkes, oder wenigstens die Abhängigkeit seines Erscheinens von gewissen Assimilations- oder Stoffwechselprodukten ermitteln.

*Arenaria longifolia*. Fig. 4 u. 8, Taf. XXXI. Die 80 bis 90 mm langen, schmalen, pfriemlichen Blätter zeigen am Querschnitte (vgl. Fig. 2, Taf. XXXI) ein nach allen Seiten gleichartig entwickeltes Palissadengewebe, welche Zellform überhaupt das ganze Mesophyll zeigt. Während am Querschnitt die Palissaden dicht gedrängt stehen und ausser den Athemhöhlen der ober- und unterseits vorhandenen Spaltöffnungen nur unbedeutende Interzellularräume erkennen lassen, erscheint ihre Anordnung am Längsschnitt sehr schütter. Das Assimilationsgewebe ist gleichsam diaphragmenartig in, grössere Interzellularschichten zwischen sich lassenden, Querplatten ausgespannt (Fig. 4). Häufig sind zwei Palissadenlagen am Längsschnitt einander genähert und durch einen grösseren Interzellularraum von der folgenden Lage von Assimilationszellen geschieden.

In der Mitte des Querschnittes treffen wir ein centrales, grosses Gefässbündel und rechts und links davon je ein kleineres. Rings um diesen Bündelcomplex zieht sich eine wohlausgebildete Parenchym-scheide, an welche die Mehrzahl der Palysadenreihen direkt anschliesst. Nur die an den Flankenecken des Blattes liegenden, meist kürzeren Assimilationszellen münden zunächst in eine, von den Kanten des Blattes zu den äusseren Kanten der kleinen seitlichen Gefässbündel verlaufende Reihe von Assimilationszellen, wie wir dies in der Fig. 2, Taf. XXXI durch die in der linken Hälfte ausgeführten Striche angedeutet haben. Die Scheidenzellen bilden häufig kurze, den anschliessenden Palissaden entgegenkommende Ausbuchtungen.

Interessant ist die colossale Länge der schmalen, allseits, doch auswärts besonders stark verdickten Epidermiszellen, welche in der Flächenansicht einige Aehnlichkeit mit mechanischen Fasern oder Holzfäsern gewähren; sie werden übrigens durch Einschaltung von Querwänden, die nachträglich schief gestellt erscheinen, secundär meist in zwei bis vier Zellen getheilt.

*Alsine pinifolia*, Var. *gracilis*. Fig. 2, Taf. XXXI. Die nadelförmigen Blättchen dieser Pflanze schliessen sich in dem Bau des Assimilationsgewebes jenen der vorangehenden Pflanze nahe an, nur erscheint die convexe Unterseite in der Ausbildung des Assimilationsgewebes bedeutend gefördert. Unsere schematische Dar-



stellung des Blattquerschnittes kann im Wesen auch auf einen Querschnitt durch das Blatt von *Arenaria longifolia* bezogen werden.

#### Umbelliferae.

Auch diese Familie ist an Pflanzen mit isolateralem Blattbau, oder solchen, welche Uebergänge von dorsiventralem zum isolateralen Bau aufweisen, reich. Besonders weisen wir auf die zum Schlusse zu besprechenden Fälle von eigenthümlichem Blattbau hin, in denen die radiäre Struktur zu so vollkommener Geltung kommt, dass uns das anatomische Bild allein zur Auffassung, Stengelorgane vor sich zu haben, verleiten müsste.

*Falcaria Rivini*. Fig. 4, Taf. XXX. Die Blattmittelrippe ist ihrer Gestalt und der Orientirung der Stränge nach deutlich dorsiventral. Die Fiedern sind isolateral gebaut, die Epidermen beiderseits gleich, ebenso die Spaltöffnungen gleich häufig. Das Assimilationsgewebe besteht jederseits aus zwei Lagen von Palissaden, doch sind jene der Unterseite in der Regel merklich kürzer als die der Oberseite. Die Mittelschicht wird von zwei Lagen horizontal gestreckter, chlorophyllfreier Zellen eingenommen. Strangscheiden um die Bündel heben sich wenig deutlich von den Zellen der Mittelschicht ab.

*Eryngium campestre*. Fig. 3 (a, b, c), Taf. XXX. Stimmt im Baue der Blattoberseite im wesentlichen mit *Falcaria Rivini* überein. In der Nähe der Nerven schieben sich oberseits zwischen Epidermis und Palissaden eine Lage hypodermartiger Zellen ein. Wie bei allen untersuchten Umbelliferen hebt sich auch hier eine Strangscheide sehr wenig von den die Mittelschicht des Blattes bildenden, chlorophyllfreien Zellen ab. Einer genaueren Untersuchung wären die Gefässbündel im Blatte von *Eryngium campestre* zu unterwerfen, besonders die in den Mittelrippen der Fiedern verlaufenden zeigen viele Unregelmässigkeiten. Diese betreffen erstens die Vertheilung der Bündel am Querschnitt und ihre Orientirung, und zweitens den Bau der Bündel selbst. In ersterer Beziehung findet man an den Uebergangsstellen von der Mittelrippe in die Spreite häufig übereinander stehende Stränge, deren Xylemtheile nach innen, deren Siebtheile nach aussen sehen. Unter den ungemein wirr angeordneten Bündeln am Querschnitt der Mittelrippe finden sich dann neben einfach-collateralen Strängen bicolaterale und zwar sowohl



solche mit doppeltem Siebtheil als auch solche mit doppeltem Xylemtheil.

*Bupleurum perfoliatum* unterscheidet sich von den vorhergehenden Umbelliferen im Blattbaue dadurch, dass jederseits nur eine Palissadenlage entwickelt wird, und das chlorophyllfreie Schwammparenchym der Mittelschicht drei Lagen umfasst. Während der isolaterale Bau hier recht scharf ausgeprägt ist, tritt er bei *Bupleurum falcatum* mehr zurück. Die Blätter dieser Pflanze repräsentiren wieder eine Mittelstufe zwischen dorsiventraler und isolateraler Struktur. Das zwei Lagen jederseits umfassende Palissadengewebe ist unterseits aus weit kürzeren Zellen gebildet als oberseits.<sup>1)</sup>

*Turgenia latifolia*. Fig. 1, Taf. XXXI. Die Blattmittlerippe erscheint als eine Mittelstufe zwischen radiärem und dorsiventralem Bau. Der Bau der in ihr verlaufenden Stränge ist ein complicirter und eigenthümlich gearteter, doch würde uns ein genaues Eingehen darauf hier zu weit führen. Der Bau der Blättfiedern ist vollkommen isolateral und weicht von den vorausgehend besprochenen Umbelliferen durch die hohe Ausbildung der Palissaden, die in zwei mächtigen Lagen jederseits entwickelt werden, und die Reduction des Schwammparenchyms, auf eine Lage horizontal gestreckter, chlorophyllfreier Zellen, die nur in der Nähe der stärkeren Stränge mehrschichtig auftreten, ab. Strangscheiden in vollkommener Ausbildung fehlen auch hier.

*Foeniculum officinale*. Fig. 3 (a, b), Taf. XXXI. Schliesslich besprechen wir an dieser Pflanze einen bei mehreren Umbelliferen, z. B. auch bei *Anethum Sowa*, auftretenden Blattbau. Man kann die mehrfach fiederspaltigen, feinzertheilten Blätter dieser Pflanzen als auf die Mittelrippen des Blattzertheilungssystems reducirte Bildungen auffassen. Die Spreitenbildung wurde aufgegeben

1) Eigenthümlich ist der Modus, wie die Blätter eine annähernd gleiche Beleuchtung beider Blattseiten zu erzielen streben. Die ziemlich langen, lanzettlichen Blätter erscheinen rinnig, indem die rechte und linke Spreitenhälfte längs des Mittelnervs aufgerichtet wird; überdies erfahren die Blätter eine sichelförmige Krümmung, der zu Folge der basale Theil des Blattes steil aufgerichtet, der Endtheil annähernd vertical überhängend erscheint.

und dafür die Grundlinien des Theilungssystems, die Mittelrippen, ringsum mit assimilirendem Gewebe überzogen.

Ein Querschnitt durch die rundliche Hauptrippe des Blattes zeigt uns das Bild Fig. 3a, welches vollkommen mit dem Querschnittsbilde eines Dicotylenstengels übereinstimmt; es zeigt sich ein vollkommen radiärer Bau, eine Ober- und Unterseite kann daran absolut nicht unterschieden werden. Ein noch ganz ähnliches Bild erhalten wir an einem Querschnitt durch die Mittelrippe der Primärfieder, an den Fiedern dritter oder vierter Ordnung aber wird eine grössere Abplattung bemerkbar (Fig. 3b), und in den der Zahl nach bis auf drei reducirten Strängen beginnt sich eine dorsiventrale Struktur in der Weise geltend zu machen, dass die Xylemtheile nach oben, die Siebtheile nach unten sehen. Bezüglich des Assimilationssystems kommt aber auch in den letzten Fiedertheilen eine Dorsiventralität nicht zum Ausdruck, höchstens (Fig. 3b) ein rechts und links.

Von Interesse ist es nun, bei dem vollkommen radiären Baue, den die Mittelrippe zeigt, zu sehen, wie schnell der Uebergang desselben in den dorsiventralen erfolgt, den wir in der den Umbelliferen charakteristischen Blattscheide auch bei *Foeniculum* antreffen. Am Grunde zeigt die Blattscheide die Gestalt von Fig. 5a, Taf. XXX; man sieht, dass hier die Anzahl der Stränge eine weit höhere ist als jene, die wir in der Hauptrippe des Blattes antreffen und dass alle Stränge ihren Xylemtheil nach oben kehren. Etwas höher oben hat die Scheide die in Fig. 5b, Taf. XXX wiedergegebene Gestalt angenommen. An der Innenseite der Scheide nimmt man eine reiche Ausbildung von Parenchym wahr; dieses vereinigt die Theile rechts und links vom medianen Theil der Scheide, noch bleibt aber jederseits ein freier Scheidenzipf, der indess nach oben zu rasch abnimmt, während eine Zahl von 8—9 der mittelsten Scheidenstränge durch die an der Innenseite der Scheide immermehr zunehmende Parenchymmasse, zu einem Kreis von Strängen gruppiert wird. Unsere Fig. 5b, Taf. XXX ermöglicht die Vorstellung des Ueberganges zu dem Bild der radiären Mittelrippe in Fig. 3a, Taf. XXXI.<sup>1)</sup>

1) Mit dem vollkommen radiären Bau, den die Hauptrippe und selbst die Secundärrippen des Blattes von *Foeniculum* und ähnlicher Umbelliferen zeigen, steht die Stellung der Blätter nicht ganz in Parallele. Die Aufrichtung der



Dem anatomischen Baue, den die letztbesprochenen Umbelliferenblätter zeigen, schliesst sich jener der Gattung *Salsola* unter den *Chenopodiaceae* an, der ebenfalls in eigenthümlicher Weise radiäre und dorsiventrale Struktur vereint. Die nahezu stielrunden zugespitzten Blätter von *Salsola Kali* zeigen am rundlichen, von oben nach unten etwas abgeplatteten Querschnitte (Fig. 5, Taf. XXXI) ein die gesammte Peripherie (mit Ausnahme einer kleinen Unterbrechung oben und unten längs dem medianen Längsschnitt durch das Blatt) einnehmendes Assimilationsgewebe, das aus einer Palissadenlage und einer darunter liegenden Schicht mehr oder minder rundlicher Zellen besteht. In der Mitte des Blattquerschnittes finden wir ein grösseres Gefässbündel, mit normaler Orientirung seiner Theile, d. h. das Xylem nach oben, den Siebtheil nach unten gekehrt. Um dasselbe und zwischen dem peripheren, assimilirenden Parenchym findet sich ein zartwandiges, grosszelliges Parenchym, wässerigen Inhalts, mit zahlreichen, Krystalldrüsen führenden Zellen. Ausserdem finden sich an die assimilirenden Zellen angelehnt, an dem Umfang vertheilt viele kleine Stränge leitenden Gewebes, die, insofern eine Differenzirung in ihnen erkennbar wird, ihr Xylem nach aussen, den Siebtheil nach innen kehren. Wie die Fig. 4, Tab. IX in Areschoug's citirter Abhandlung zeigt, bilden diese Stränge ein reiches Anastomosen-Netz. Auch trifft man einzelne Verbindungsstränge zwischen diesen kleinen Bündelchen und dem grossen medianen Strang, welche schief durch das farblose Parenchym des Blattes laufen.

#### Verbenaceae.

*Verbena officinalis*. Die Blätter sind annähernd isolateral. Epidermen von Ober- und Unterseite, die Vertheilung der Spaltöffnungen sind beiderseits gleich. Das Mesophyll besteht der Haupt-

---

Mittelrippe geht nur so weit, dass sie etwa einen Winkel von 40–45 Grad mit der senkrechten Sprossachse bildet. Die Secundärrippen entspringen seitlich an der Oberseite der Hauptrippe, stehen nach oben und werden mit ihren Verzweigungen, besonders bei *Anethum Sowa*, kleinen Bäumchen vergleichbar. Eine verticale Stellung gegen den Horizont erlangen nur wenige Blatttheile, doch sind die Wuchs- und Stellungsverhältnisse doch solche, dass die Unterschiede einer Licht- und Schattenseite möglichst hintangehalten werden, wozu die feine Zertheilung des Blattes jedenfalls wesentlich beiträgt.



sache nach aus palissadenartigen Zellen. Strangscheiden sind wohl ausgebildet, zeichnen sich aber durch bedeutenden Chlorophyllgehalt aus. Die Stränge erscheinen zum Theil tief gegen die untere Blattseite verrückt.

## B. Theoretischer Theil.

### Allgemeine Betrachtungen auf Grund der gefundenen anatomischen Thatsachen.

Durch die vorangehend descriptiv dargestellten Untersuchungsergebnisse werden auch einige von den neueren Forschern auf dem Felde der Blattanatomie aufgeworfene Fragen berührt und, wie ich glaube, theilweise aufgeklärt. Es interessieren uns hierbei zunächst die Arbeiten von Haberlandt, Pick und Stahl; die Abhandlung des letzteren tritt überdies in nähere Beziehung zu unserem speciellen Thema.

Haberlandt hat in seiner Anatomie des Assimilationssystems wiederholt darauf hingewiesen, dass die assimilirenden Zellen oft bedeutende Krümmungen erfahren, um einen direkten Anschluss an die Parenchymscheiden der Gefässbündel zu finden (vergl. p. 49 und siehe Fig. 3, Taf. IV; Fig. 10, Taf. V; Fig. 2, Taf. VII; Fig. 6, Taf. VIII des Separatabdruckes). Diese Thatsache wurde durch unsere Untersuchung vielfach bestätigt und lässt sich durch viele Beispiele illustriren. Es wird hinreichen, hier nur auf die Figuren 2, Taf. XXIX; 7, Taf. XXVII; 1 (a, b), Taf. XXIX, Blattquerschnitte von *Scabiosa ucrainica*, *Centaurea macrocephala* und *Solidago rigida* zu verweisen. Während es sich in den von Haberlandt abgebildeten Fällen vorwiegend um derartige Krümmungen einzelner Zellen handelt, zeigen manche Fälle, wie der von *Scabiosa ucrainica*, die ganze Anordnung des Mesophylls von dem Streben, Anschluss an die Gefässbündelscheiden zu finden, beherrscht. Parallel damit geht einerseits die besonders sorgfältige und regelmässige Ausbildung dieser Scheiden und andererseits die Reduction eines typisch ausgestalteten Schwammparenchyms, der Zuleitungszellen Haber-

landt's; nur einzelne, zerstreut vorkommende Zellen erinnern daran. Eigentlich besteht dann das Blattmesophyll aus einer einzigen Zellenform, aus langgestreckten, cylindrischen, oft mehr oder minder gekrümmten Zellen, die ihrer Gestalt und ihrem Inhalte nach wesentlich gleichwerthig erscheinen. Man fühlt sich versucht, zu sagen, das Blattmesophyll bestehe aus Palissadenparenchym, doch entspricht kaum die an die Blattoberfläche grenzende Zelllage dieser Benennung, da schon hier, eben ob des Anschlussbestrebens an die Scheiden, der parallele Verlauf der Zellen vielfach gestört wird; in den tieferen Schichten des Blattes steigert sich die Verschiedenheit in der Lagerung der Zellen, nur in Beziehung zu den Scheiden spricht sich eine allen gemeinsame Tendenz aus.

Wo wir hingegen mediane Lagen von Zellen finden, die von den spezifischen assimilirenden verschieden sind, (ein Schwammparenchym, dessen Zellen nach allen Richtungen mehrarmig oder vorwiegend horizontal gestreckt, bald chlorophyllreich, bald -arm, desselben wohl auch ganz entbehrend und dann in der Regel ohne Armauszweigungen sind), da treten solche Krümmungen nach den Strangscheidern zurück und fehlen wohl auch ganz; dies findet sich umsomehr eingehalten, je schärfer die Distinction dieses Gewebes von den specifischen assimilirenden Zellen gegeben erscheint.

Diese Verhältnisse sind geeignet, für die Richtigkeit der Haberlandt'schen Auffassung von der Function dieses Schwammparenchyms (Zuleitungsgewebe) und der Parenchymscheiden der Stränge (Ableitungsgewebe) einzutreten, obschon nicht geleugnet werden soll, dass diese Deutung der Funktion vorläufig noch hauptsächlich auf anatomischen Thatsachen fusst und uns der Nachweis der Leitungsbahnen auf mikrochemischem Wege zum grösseren Theile fehlt. Auch haben wir über die Vorgänge bei der Ableitung der Assimilationsprodukte aus den assimilirenden Zellen einerseits, und jene bei der Zuleitung des rohen Nahrungssaftes nach denselben Zellen, noch keine annähernd sichere Vorstellung, die dadurch nicht gewinnt, dass wir innerhalb derselben Zellen zwei entgegengesetzte Ströme anzunehmen genöthigt werden.

Blätter, die nach Art jener von *Scabiosa ucrainia* gebaut sind, lassen sich Haberlandt's 8. Typus einreihen; sie stellen eine



Modifikation desselben in Bezug darauf vor, als in ihnen nicht ein einziger Gefässbündelstrang, mit ableitenden Zellen umscheidet, vorhanden ist; sie wäre dahin zu formuliren: Das Assimilationsgewebe besteht aus gestreckten Zellen, welche sich zu mehr oder minder deutlichen Curven anordnen. Diese Curven gehen einerseits von der Oberfläche des Organs ab, wo sie annähernd senkrecht stehend eine Palissadenlage bilden, und sitzen anderentheils den Scheiden der Stränge, auch hier mehr oder minder senkrecht, auf. — Zuleitungszellen fehlen in typischer Ausbildung, hier und da übernehmen einzelne der Gestalt nach von den übrigen Assimilationszellen nicht oder nur wenig abweichende Zellen deren Funktion.

Hier wäre dann anschliessend der eigenthümliche Bau des Mesophylls, wie wir ihn bei *Moricandia arvensis* (Fig. 3, Taf. XXVIII), *Chelone Torreyi* (Fig. 5, Taf. XXVIII) und annähernd auch bei *Crambe* und einigen anderen Pflanzen gefunden haben, hervorzuheben, da er jedenfalls einen besonderen Bautypus repräsentirt. Das gesammte Mesophyll wird aus langgestreckten, zur Oberfläche senkrechten Zellen, Palissadenparenchym gebildet; eine Beziehung zu den Strängen wird in der Gruppierung desselben nicht bemerkbar, was auch umsoweniger auffällt, als Parenchymscheiden in einer typischen Ausbildung nicht vorhanden sind. Unsere Fig. 3, Taf. XXVIII zeigt dies in klarer Weise. Die Längendimension der um die Stränge gelagerten Zellen erscheint in keiner Weise gefördert, oft vielmehr ist eine dem übrigen Mesophyll gleichsinnige Streckung wahrnehmbar (Fig. 3 b, c, d). Würde in den Scheiden in der Längsrichtung der Stränge eine Stoffwanderung stattfinden sollen, so wären so zu sagen „auf Schritt und Tritt“ Membranen zu passiren, was einer Leitung entschieden nicht angemessen ist und allen Erfahrungen über den Bau Stoffe leitender Zellen widerspricht. Auch sind die Scheidenzellen bei *Moricandia* oft gar nicht in gegenseitigem Verbande — ich habe allseits voneinander isolirte wiederholt gesehen. Ebenso herrscht im Palissadenparenchym nach keiner anderen Richtung indirekter Verband, als in der ihrer Streckungsrichtung. So unglaublich der Gedanke klingen mag, dass in manchen Fällen zur Stoffleitung auch die Epidermis herangezogen werde, ja dass ihr in dieser Beziehung dann eine Hauptaufgabe erwüchse, so wurde ich doch durch den eigenthümlichen Bau der Epidermis von *Moricandia*, in



der Züge grosser Zellen verlaufen, auf ihn geführt und möchte ihn vor der Hand nicht ganz abweisen. Ich habe schon erwähnt, dass ich die Anatomie dieser Pflanze in einer besonderen Abhandlung bringen will; ich sehe deshalb hier von der Aufstellung eines besonderen Typus des Blattbaues ab, bis mich genauere Untersuchungen besser aufgeklärt haben werden.

Eine Frage, die noch nicht für entschieden angesehen werden kann, ist die über den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes. Meiner Ansicht nach haben hierbei dem Lichte Haberlandt eine zu geringe, und Pick, in der citirten speciell diese Frage behandelnden Abhandlung, eine zu grosse Bedeutung beigelegt.

Den hohen Einfluss, den das Licht auf die Ausbildung des Assimilationsgewebes besitzt, erweisen zur Genüge die interessanten Beobachtungen Stahl's über den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes der Pflanzen und, wie ich hier schon vorgreife, meine Untersuchungen über die Verbreitung des isolateralen Blattbaues. Je intensiver Beleuchtung die Pflanzen ausgesetzt sind, desto kräftiger wird das Assimilationsgewebe ausgebildet und da, besonders für die Dicotylen, die typischen assimilirenden Zellen die Palissaden sind, sehen wir in manchen Fällen das ganze Blattmesophyll aus solchen Zellen, oder ihnen der Form nach gleichwerthigen, aufgebaut werden.

Der Einfluss des Lichtes dürfte aber nicht so aufzufassen sein, dass er die Form der Zellen direkt bestimme; ich erblicke in dem Lichte lediglich den anregenden Faktor der zu einer immer vollkommeneren Gestaltung des Assimilationsgewebes führt. Da sich die Palissadenform als eine im hohen Grade für die Assimilation vortheilhafte herausgestellt hat, die in der höchst organisirten Pflanzenklasse, der Dicotylen, zur nahezu herrschenden Form gelangt ist, müssen wir diese Zellform gleichsam als höchste Vervollkommnungsstufe assimilirender Zellen ansehen. Ihre Entwicklung und Ausbildung ist eine Folge des stetigen anregenden Einflusses des Lichtes auf die Assimilation, der im Allgemeinen um so rascher zum Ziele führte, je mehr Licht der Pflanze während ihres phylogenetischen Entwicklungsganges zu Gebote stand, zu je höherer Assimilationsthätigkeit sie, ohne gewisse

Grenzen zu überschreiten, dadurch angehalten war. Die einmal gewonnene Anpassung des Assimilationsapparates an diese Zellform wird nun theilweise, und so meist, als erbliche Disposition beibehalten, die aber zu ihrer vollkommenen Entwicklung des Lichtes bedarf<sup>1)</sup> und die unter günstigeren Beleuchtungsumständen weiter vervollkommt wird. Sie kann aber durch Vererbung auch soweit fixirt worden sein, dass ihre Ausbildung, wenigstens in bestimmten Organen, ohne den direkten Einfluss des Lichtes erfolgt; so ist es in den Cotyledonen vieler Pflanzen, die auf der Blattoberseite schon im Samen ein wohl unterscheidbares Palissadengewebe ausgebildet zeigen<sup>2)</sup>, ja bei einigen Centaureen ist auch der isolaterale Bau, mit beiderseitigen Palissaden, schon in den Cotyledonen ausgeprägt.

Hoher Lichtintensität verdanken auch die Pflanzen mit isolateralen Blättern diesen Blattbau; er ist wohl meist, wie unschwer zu erkennen, aus einem dorsiventralen durch die Umwandlung des Schwammparenchyms in Palissadenparenchym entstanden und lassen Pflanzen mit isolateralen Blättern diesen Ursprung darin erkennen, dass sie bei geringerer Beleuchtung in vielen Fällen mehr oder minder dorsiventral ausgebildet erscheinen.<sup>3)</sup> Pick führt dafür als

1) So sind Pick's Versuchsresultate, die er bei einseitiger Beschattung assimilirender Stengel erhielt, aufzufassen — die übrigens, glaube ich, auch Pick so auffasst.

2) Vgl. Haberlandt: Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze, p. 86. Wien 1877.

3) Es ist gerade kein zwingender Grund zur Annahme vorhanden, dass alle isolateralen Blätter auf ursprünglich dorsiventrale zurückzuführen seien, ja bei schmalen, pfriemlichen Blattformen, wie z. B. bei *Arenaria longifolia* u. a., ist es recht wahrscheinlich, dass ein isolateraler Blattbau von Anfang an vorhanden gewesen sei. Meist aber weisen die thatsächlichen Verhältnisse auf ein Hervorgehen aus dorsiventralem Baue — was sich an den isolateralen Blättern selbst der Neuholländer-Pflanzen vielfach verfolgen lässt. Von Interesse ist mir in dieser Beziehung eine, mir auch der Gattung nach nicht bekannte, Proteacee. Die Blätter dieser Pflanze waren ursprünglich offenbar in jeder Beziehung dorsiventral — erst später dürfte eine Anpassung zu isolateraler Ausbildung des Assimilationsparenchyms eingetreten sein — der zu Folge die Blätter jetzt vertical stehen. In den Epidermen und dem Athmungsapparat aber blieb die frühere Dorsiventralität bestehen — nur die Blattunterseite (!) führt in den bekannten grubenartigen Vertiefungen Spaltöffnungen, welche letztere noch einen besonderen Schutz durch ein in jeder Grube zu findendes hutpilzartiges Trichom erfahren, das den Grubeneingang zum



Beispiel *Cirsium canum* an, wo die unteren Blätter, welche geringerer Beleuchtung ausgesetzt waren, als die höheren Stengelblätter, einen dorsiventralen, jene einen bilateralen Bau zeigten.

Aehnliche Unterschiede, nur weit weniger ausgeprägt, finden sich zwischen grundständigen und höheren Stengelblättern mancher Centaureen; bei ersteren haben unter dem Einflusse schwächerer Lichtintensitäten die unterseitigen Palissaden eine geringere Ausbildung resp. Streckung erfahren. Derselbe grössere oder geringere Impuls des Lichtes bringt auch die Unterschiede in der Ausbildung der Blätter von Sonnen- und Schattenpflanzen einer Art zu Stande. Wir vermögen in den Fig. 5 (a, b), Taf. XXVII, welche die Struktur der Blätter einer Sonnen- und einer Schattenpflanze von *Centaurea Jacea* darstellen, Unterschiede ganz wohl wahrzunehmen; die zweite unterseitige Mesophyllzellenlage ist in dem Blatte der Schattenpflanze mehr schwammparenchymartig ausgebildet — während sie in jenem der Sonnenpflanze Palissadencharakter hat. Doch sehen wir auch im Blatte der Schattenpflanze den isolateralen Blattbau wohl angedeutet — und dies ist hier mehr auf Rechnung der Vererbung als der Standortsbedingungen (Beleuchtung) zu setzen.

Die hereditäre Disposition ist für den Bau der Assimilationsorgane entschieden ein bedeutender Faktor, und Aenderungen in der Form der assimilirenden Zellen erfolgen gewiss nur langsam. Pflanzenarten — wie viele Centaureen, bei denen die Blätter, je nach dem Standorte, mehr zu isolateralem oder mehr zu dorsiventralem Bau neigen — erscheinen äusserst plastisch. Der isolaterale Blattbau, der in diesem Falle an insolitrem Standorte unmittelbar ausgebildet wird, ist aber nicht etwas Neugewonnenes, sondern schon hereditär in der Art Vorhandenes, das nur in dem Wieweit der Ausbildung von den Lichtintensitäten des Standortes abhängt. Bei geringen Beleuchtungsgraden des Standortes tritt diese bereits hereditär gefestigte Anpassung in Conflict mit einer atavistischen Tendenz zum dorsiventralen Blattbau, welcher als der für die eben herrschenden Verhältnisse zweckentsprechende erscheint. Welcher

---

grösseren Theile verschliesst. Die Complicirtheit dieses Apparates ist vermuthlich Ursache an dem Fortbestehen einer partiellen Dorsiventralität — an den rück-sichtlich des Assimilationsgewebes isolateralen Blättern.



dieser entgegengesetzten Faktoren — ob die Anpassung oder die atavistische, conservative Tendenz überwiegt, wird leicht erkennbar. Bei *Centaurea Jacea* ist erstere mächtiger und wird deshalb auch an Schattenpflanzen deutlich bemerkbar.

Ich habe im Vorstehenden die Beziehung, welche ich zwischen dem Licht und der Gestalt der assimilirenden Zellen zu erkennen glaube, dargestellt. Einen direkten Einfluss des Lichtes auf die Gestalt der Zellen nehme ich, so wie Haberlandt, nicht an; auch ich erblicke in den Palissaden nur „einen Spezialfall in der Reihe der gestreckten Assimilationszellen“ und halte es für nicht zweifelhaft, dass wir in gewissen Pflanzen, die in ihrem Assimilationsgewebe der Palissaden entbehren, solche bei der günstigsten Beleuchtung und vorausgesetzt, dass die Pflanze eine solche ertragen kann, doch nicht erzielen würden; auch in dem Falle aber würde eine intensivere Ausbildung des Assimilationssystems stattfinden.

Die Ursachen, welche in derartigen Fällen einer Formänderung der assimilirenden Zellen entgegenstehen, sind in der Regel wohl ziemlich verdeckt. Lebensverhältnisse besonderer Art, durch eigenthümliche Organisationsverhältnisse verminderte Concurrenz mit anderen Pflanzen, vorwiegend phylogenetische Gründe sind hier im Spiele. Auch Stahl zieht ja dafür eine niedere Organisationsstufe in Betracht.<sup>1)</sup>

Aller Fortschritt aber sowohl in dem Bau des Assimilationsapparates als auch in der quantitativen Ausbildung desselben wird durch das Licht veranlasst; in dem Maasse, als die Assimilationsthätigkeit gefördert wird, erscheint es auch geboten, den Assimilationsapparat zu vergrössern, früher für eine andere Funktion mehr angepassten Zellen, einen für die Assimilationsthätigkeit zweckmässigen Bau zu geben. So sehen wir bei der Ermöglichung einer gesteigerten Assimilationsthätigkeit dorsiventrale Blätter ihr Schwammparenchym mehr oder minder aufgeben, und die Gestalt der Zellen der nun wichtigeren Funktion, der Assimilation, anpassen. Der Bau dieser Zellen ist aber in der Organisation der Pflanze schon vorge-

1) l. c. p. 38. Eine solche ist bei den Monocotylen noch verbreiteter anzutreffen, findet sich aber auch bei den Dicotylen vereinzelt.

zeichnet, er erfährt unter die Assimilation begünstigenden Umständen nur eine vollkommene Gestaltung.

Diesen anregenden Einfluss des Lichtes für die Erreichung eines quantitativ ausgedehnteren und qualitativ vollkommeneren Assimilationsapparates, und die damit indirekt in Beziehung stehende Form der assimilirenden Zellen hat Haberlandt in seiner Schrift allerdings zu wenig betont und speciell den Einfluss nicht gekannt, welchen die Intensität der Beleuchtung auf die Ausbildung der Assimilationsorgane des einzelnen Pflanzenindividuums besitzt.<sup>1)</sup>

Was aber den zweiten Punkt betrifft, die Orientirung der assimilirenden Zellen und speciell der Palissaden zum einfallenden Lichte, so scheint mir Pick's Auffassung, dass diese in hohem Grade vom Lichte abhängig sei, auf Grund meiner Untersuchungen mehr als zweifelhaft und gebe ich hier dem Haberlandt'schen Princip, dass die Stellung der assimilirenden Zellen und des gesamten Blattparenchyms von der Aufgabe der Stoffleitung beherrscht werde, entschieden den Vorzug.

Für einen orientirenden Einfluss des Lichtes spricht schon die Verschiedenheit der Lage, in welchen wir die Palissaden dem Lichte gegenüber finden, nicht. Die Stellung der Palissaden ist in der Regel eine auf die Oberfläche des sie tragenden Organes mehr oder minder senkrechte, die Organe selbst aber nehmen die verschiedenartigsten Stellungen gegen das Licht ein, in denen allen natürlich auch die Palissaden getroffen werden. Das dorsiventrale Laubblatt ist plagiotrop, das isolaterale ist orthotrop; in dem einen Falle stehen die Blätter senkrecht zum stärksten diffusen Licht, in dem anderen in der Richtung dieses Lichtes, wozu noch alle intermediären Lagen nach Maassgabe des Blattbaues hinzukommen.

Ferner giebt es Fälle genug, wo an dorsiventralen Blättern mit plagiotroper Stellung Palissaden auch auf der Blattunterseite zur Entwicklung kommen; ich erinnere hier an Fig. 2, Taf. XXVII, den Blattquerschnitt von *Caccinia strigosa* darstellend, und an jene dorsiventralen Blätter, die längs der Mittelrippe beiderseits gleich gebaut sind und hier auch unterseits ein vollkommenes Palissaden-

1) Vergl. dessen „Die physiolog. Leistungen der Pflanzengewebe“ in Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. II, p. 650 und l. c. p. 78 des Separatabdrucks.



gewebe ausbilden (wozu z. B. *Galium purpureum*, Fig. 7, Taf. XXXI, und *Nigella damascena* gehören).

Endlich kommt hier auch in Betracht, dass sich schon in den Cotyledonen mancher Pflanzen ein ausgesprochenes Palissadengewebe differenzirt, dessen Zellen wieder senkrecht zur Oberfläche des Blattes stehen, obgleich hier von einer Einwirkung des Lichtes auf diese Stellung gar keine Rede sein kann.

Doch könnte man glauben, dass, wenn auch die Stellung der assimilirenden Zellen in erster Linie durch ein anderes Princip beherrscht würde, doch durch das Licht theilweise Ablenkungen aus dieser Richtung verursacht werden könnten. Pick zeigte, dass in Blättern und Stengeln häufig eine ziemlich beträchtliche Aufrichtung gegen die Spitze dieser Organe vorkomme. Auch ich habe zahlreiche ähnliche Beobachtungen gemacht, doch scheinen mir diese Verschiebungen der Palissaden aus der senkrechten Lage nicht durch das Licht hervorgebracht und einer anderen Erklärung zugänglich zu sein. Die isobilateralen Blätter eignen sich zum Studium der hier genannten Verschiebungen deshalb besonders, weil bei ihnen der Gedanke an eine künstlich, etwa durch das Messer erzielte Verschiebung der Palissaden dadurch ausgeschlossen wird, dass ihre Aufrichtung auf beiden Blattseiten erfolgt und dass die Neigungslinien der Zellen von Ober- und Unterseite sich, bei Verlängerung, in der Blattmitte kreuzen. Bei künstlicher Verschiebung müssten aber die Neigungslinien der Zellen durch die ganze Blattdicke gleichsinnig verlaufen.

Diese Verschiebungen dürften zum grössten Theil passiv durch Wachsthum und Streckung anderer Gewebe-Elemente des Blattes hervorgebracht werden. Es finden sich nämlich Verschiebungen ausnahmslos und am ausgeprägtesten in Blättern, bei denen die Längsrichtung im Wachsthum besonders gefördert erscheint und womit dann eine mehr oder minder lineale oder lanzettliche Gestalt correspondirt. Die von uns abgebildeten Fälle sind solchen Blättern entnommen, wie Fig. 4, Taf. XXIX *Sarothamnus Scoparius*, Fig. 4, Taf. XXXI *Arenaria longifolia* und Fig. 6 (a, b), Taf. XXXI *Isolepis australis*; ähnliches zeigten die Blätter von *Marchalia caespitosa* und die schon etwas breiteren von *Boltonia diffusa*. Dieses, ich glaube ausnahmslose, Vorkommen solcher



Verschiebungen der Palissaden an längsgestreckten Blättern scheint mir nothwendig darauf hinzuweisen, dass die Verschiebung durch das einseitig im Blatte vorherrschende Wachstums- und Streckungsbestreben verursacht wird. Besonders einleuchtend erscheint dies in einem Falle, wie ihn *Arenaria longifolia* darstellt. Hier wird die Epidermis von Zellen gebildet, welche viele Aehnlichkeit mit mechanischen Fasern haben; diese beruht auf ihrer grossen Längenausdehnung und wird noch durch die starke Verdickung der Innen- und besonders der Aussenwände (und theilweise auch der Radialwände, die nur reichlich mit Tüpfeln besetzt erscheinen) vermehrt. Die einzelne Epidermiszelle erscheint freilich, da sie durch secundäre, schief stehende Wände, welche in den Primärzellen in 1—3 Zahl auftreten, abgegrenzt wird, dann nicht so lang. Immer aber erscheint als Ganzes eine der mehrere Epidermiszellen umfassenden Primärzellen und als solches sind sie auch jedenfalls zur Zeit der Zellstreckung aufzufassen. Die Länge der Primärzellen (im ausgebildeten Zustand) beträgt aber häufig 0,77 mm und mehr.

Das Agens dieser Verschiebungen, das mir hier so deutlich vorzuliegen scheint, ist aber in manchen Fällen minder zu Tage liegend. Doch spricht wohl im Sinne der geäusserten Anschauung auch die Thatsache, dass die stärkste Verschiebung, die ich beobachtete, ähnliche Verhältnisse wies, wie die genannte *Arenaria*-Art mit ihren gestreckten Epidermiszellen. Diesen Fall fand ich bei *Isolepis australis*; die an ein subepidermales Bündel mechanischer Fasern grenzenden Palissaden waren um einen Winkel von  $40^{\circ}$  aus der senkrechten Stellung verschoben, während diese Verschiebung dort, wo die Palissaden unmittelbar an die, zwar auch aus längsgestreckten Zellen bestehende, Epidermis grenzten, nur  $14^{\circ}$  betrug. Im Allgemeinen beträgt die Abweichung von der senkrechten selten über  $14^{\circ}$ ; so betrug sie an den Blättern von *Boltônia diffusa*  $5^{\circ}$ , bei *Marschalia caespitosa*  $12^{\circ}$ , bei *Asperula longiflora*  $5-20^{\circ}$ , bei *Sarothamnus*  $10-18^{\circ}$ . Auch wird häufig eine grössere Verschiebung an den Blattunterseiten bemerkbar. Bei *Asperula* fand ich sie oben nur  $5^{\circ}$ , unten  $20^{\circ}$  stark; bei *Sarothamnus* oben  $10^{\circ}$ , unten bis  $18^{\circ}$ . Die Ursache dafür mag zum Theil in der an der Blattunterseite lockereren Gruppierung der Palissaden liegen.

Erwähnen will ich noch, dass bei *Sarothamnus* derselbe Spross,

dessen sämtliche Blättchen eine Verschiebung der Palissaden zeigten, obwohl er vollkommen senkrecht stand, an seinen Palissaden keine Verschiebungen aus der auf die Oberfläche senkrechten Lage wahrnehmen liess.

Die Blätter von *Isolepis australis* sprechen aber noch in einer anderen Weise gegen eine active Orientirung der assimilirenden Zellen zum Lichte. Die bis 1 m langen Blätter sind in der Hauptsache, bis auf den Basalen- und den Endtheil, stielrund. Sie stehen mit etwa  $\frac{1}{4}$  ihrer Länge aufwärts, biegen dann in einem Bogen von nicht zu grossem Radius um, so dass etwa die Hälfte des Blattes mehr oder minder vertical abwärts hängt. Nun wäre es also nach Pick's Auffassung nothwendig, dass im basalen Theile des Blattes die Palissaden von unten nach oben (spitzenwärts) im überhängenden Theile basalwärts aufgerichtet wären. Die Aufrichtung der Palissaden ist aber in allen Blatttheilen die gleiche, spitzenwärts gerichtete. Dies wäre nun zwar kein Beweis dafür, dass die Aufrichtung der Palissaden nicht durch das Licht veranlasst worden sei — denn der überhängende Blatttheil hatte, bei dem basal erfolgenden Wachsthum des Blattes, einst dieselbe Stellung gegen das Licht, die am ausgewachsenen Blatte der basale Theil noch inne hat; da man aber die Aufrichtung der Palissaden doch so erklären will, dass sie ob Erzielung einer besseren Durchleuchtung erfolge, kommt in dem Falle von *Isolepis*<sup>1)</sup> der thatsächliche Befund mit dem Erklärungsprinzip in Conflict. Der grössere Theil des Assimilationssystems an dem Blatte von *Isolepis australis* käme in eine, der für günstigere Durchleuchtung entsprechenden gerade entgegengesetzten Lage.

Auch an grossen breiten Blättern, wo die Längendimension wenig oder gar nicht gefördert erscheint, trifft man nicht zu selten auf schiefgestellte Palissaden, welche diese Stellung oft nur an ganz kurzen, localen Strecken zeigen; in solchen Fällen erscheint häufig eine Beziehung zum Lichte kaum auffindbar, während es mir nicht gesucht erscheint, die Verschiebung als durch locale Wachsthumsvorgänge im Blatte veranlasst anzusehen.

---

1) Mündlichen Mittheilungen Haberlandt's nach hat er die gleiche Erscheinung an überhängenden Blättern mehrfach beobachtet.



Auf dieselbe Weise lässt sich vielleicht auch die Aufwärtskrümmung der Palissaden von der Schatten- nach der Lichtseite, wie man dies an horizontalen Sprossen beobachten kann, erklären. In solchen Zweigen werden geotropische und heliotropische Reactionen geweckt und Wachstumsvorgänge eingeleitet, von denen nicht ausgeschlossen ist, dass sie auch die Aufwärtskrümmung der Palissaden veranlassen. Uebrigens gebe ich zu, dass diese Aufwärtskrümmung der Palissaden, welche Pick an einem horizontalen Sprosse von *Spartium junceum* beobachtete und l. c. p. 44 (Fig. 17, Taf. V) beschreibt, in der That einigermaassen für eine direkte Orientierungsfähigkeit der Assimilationszellen dem Lichte gegenüber zu sprechen scheinen, halte sie aber auch hier nicht für erwiesen.

Schliesslich müssen wir an dieser Stelle noch auf unser Bild in Fig. 2, Taf. XXIX, den Querschnitt des Blattes von *Scabiosa ucrainica* darstellend, hinweisen. Schon die Palissaden, die unmittelbar an die Epidermis ansetzenden Zellen, weichen mehrfach und nach entgegengesetzten Richtungen von der auf die Blattfläche senkrechten Lage ab, um wieviel mehr aber die der Form nach gleichen tiefer liegenden Zellen. Wo soll hier ein die Orientierung der Zellen direkt beherrschender Einfluss des Lichtes zu finden sein? Und doch ist die Anordnung der Zellen keine planlose, sondern deutet auf eine gewisse Gesetzmässigkeit hin. Diese wird aber eben nicht vom Lichte zunächst, sondern von dem Anschlussbestreben nach den Scheiden, von den Aufgaben der Stoffleitung bedingt. Die Stoffleitung scheint für die Stellung der Palissaden und der Assimilationszellen überhaupt in erster Linie maassgebend zu sein. Ablenkungen der Zellen aus der durch diesen Faktor bedingten Lage kommen, allerdings nicht zu Gunsten der Pflanze, zwar thatsächlich vor, sie werden aber, wie ich glaube, vorwiegend durch Wachstumsvorgänge im Blatte passiv erzielt, eine aktive Orientierungsfähigkeit der Assimilationszellen gegen das Licht scheint mir wenig wahrscheinlich.



#### IV. Biologische Betrachtungen.

Schon Stahl hat, wie bereits erwähnt wurde, den hohen Einfluss, welchen die Intensität der Beleuchtung auf die Ausbildung der Assimilationsorgane, sowohl auf deren Gestalt, Stellung und histologische Struktur, und somit auf den ganzen Habitus der Pflanzen übt, in seiner Abhandlung „Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter“ nachgewiesen und anziehend geschildert. Dabei hat er auch der vielfach in unserer Flora zu beobachtenden Pflanzen Erwähnung gethan, welche an sonnigen Standorten eine verticale (oder doch Mittellage zwischen verticaler oder horizontaler) Stellung der Blätter annehmen<sup>1)</sup> und betont, dass es hierbei auch zur Bildung von Palissaden auf der unteren Blattseite komme.<sup>2)</sup>

Die Pflanzen, welche er hierbei anführt, sind indess zum grössten Theil (mit Ausnahme der *Lactuca scariola*, deren Blätter an sonnigen Standorten einen völlig isolateralen Bau zeigen) doch solche, welche einen ausgesprochen dorsiventralen Blattbau besitzen; eine solche Stellung nahmen nach Stahl die Blätter starker Insolation ausgesetzter Pflanzen oder Zweige von *Marrubium vulgare*, des Hopfens, der Weinrebe, der Linde, Wurzel- und Stengelblätter vieler Kräuter: Thesiumarten, Compositen (*Picris hieracioides*), Cruciferen an; sehr ausgeprägt sei die Verticalstellung der Blätter bei *Geranium sanguineum*.

Wir haben nun in dem vorangehenden Theile gezeigt, dass die europäische Flora auch viele Pflanzen, welche einen vollkommen oder doch nahezu vollkommen isolateralen Blattbau aufweisen, beherbergt und haben 14 Familien der Dicotylen mit Vertretern eines solchen Blattbaues namhaft gemacht. Vertreter von 10 dieser Familien gehören auch der deutschen Flora an, und in manchen Familien, wie unter den Sileneen, Compositen und Umbelliferen, sind solche gar nicht selten. Die Heranziehung von Pflanzen anderer Florengebiete zeigte uns aber, dass nach bestimmt cha-

---

1) l. c. p. 26.

2) l. c. p. 9.

rakterisirten Florengebieten hin ein isolateraler Blattbau immer häufiger wird; so ist er offenbar in der Mediterranflora, der Steppenflora, dem amerikanischen Prairieengebiet sehr verbreitet und ich zweifle nicht, dass er in manchem Florengebiet ebenso häufig anzutreffen sein wird als der dorsiventrale.

Die Begründung zu diesem Ausspruch gewähren mir einzelne Stichproben in diese Florengebiete und eine eingehendere Untersuchung der Gattung *Centaurea*; diese Gattung, die überwiegend der Mediterran- und Steppenflora angehört, weist bei mehr als 70 pCt. der Arten isolateralen Blattbau auf, und selbst bei der Mehrzahl der deutschen Arten findet sich ein solcher oder doch Anklänge daran ausgeprägt.

Wenn wir die im ersten Theile angeführten Standortsangaben der untersuchten Pflanzen mit isolateralem Blattbau berücksichtigen, so finden wir ziemlich durchgreifend den sonnigen und zumeist trockenen Charakter der betreffenden Localitäten hervorgehoben; derselbe Charakter zeichnet ja auch die speciell genannten Florengebiete, das Mittelmeer-, Steppen- und Prairieengebiet aus. Manche unserer, den isolateralen Blattbau am vollkommensten aufweisenden Pflanzen, wie *Eryngium campestre*, *Falcaria Rivini*, *Linum tenuifolium* etc., sind ja förmlich typische Erscheinungen an starker Besonnung ausgesetzten trockenen Gebieten. Zumal das erstere trifft auch für die zwischen der Saat und auf Brachfeldern stehenden, sich höher vom Boden erhebenden Pflanzen zu. Hier finden wir den niedlichen Feldrittersporn, die Kornblume, das *Bupleurum perfoliatum*, die Kornrade, die vielfach verbreitete, aber auf Feldrainen besonders üppige *Centaurea Jacea* u. s. w.

Die beiden Faktoren, starke Besonnung und Trockenheit, treten an den Standorten der Pflanzen mit isolateralem Blattbau meist vereint auf, doch scheint für die Ausbildung eines solchen Blattbaues die Trockenheit des Standortes keine nothwendige, nur eine mit der starken Insolation in der Regel gepaarte secundäre Bedingung zu sein. Wir finden nämlich isolateralen Blattbau auch an Pflanzen, die entschieden feuchte Standorte bewohnen, ausgeprägt, oder doch mehr oder minder scharf angedeutet. Von Interesse sind uns in dieser Beziehung vor



Allen die beiden nordamerikanischen Arten der Gattung *Boltonia*. Die *Boltonia diffusa* findet sich in *Americae borealis pinguibus humidis* (Alabama), also wohl nicht an zu trockenen Oertlichkeiten; weit sicherer aber sind wir in diesem Punkte bei *Boltonia glastifolia*. Ihre Standorte sind die Uferränder von Bächen und Sümpfen. Das Blatt der Pflanze zeigt zwar noch keinen vollkommen isolateralen Bau, immerhin aber einen in dieser Richtung weit vorgeschrittenen.<sup>1)</sup> (Vergl. Fig. 5, Taf. XXIX.) Von der Feuchtigkeit des Standortes überzeugt aber auch der anatomische Bau des Stengels (Fig. 6, Taf. XXVII); die grossen Intercellulargänge der Rinde und des Markes weisen auf zum mindesten sumpfige Oertlichkeiten. In der That erinnern diese weiten Luftkanäle unmittelbar an die, welche wir im Stengel von *Myriophyllum* und anderen Wasserpflanzen treffen.

Andererseits finden wir auch bei manchen unserer Sumpf- und Wasserpflanzen mehr oder minder verticale Blattspreiten, und wie ich z. B. bei *Alisma Plantago* constatirte, zeigen hier die Blätter zwar keinen isolateralen Bau, doch finden wir auch an der Blattunterseite eine entwickelte Palissadenlage.<sup>2)</sup> Wahrscheinlich liessen

1) Vesque führt l. c. p. 30 *Boltonia glastifolia* als „centrischen“ Blattbau besitzend an; ausserdem nennt er von Compositen noch: *Echinacea serotina* und *Chrysanthemum coronarium*. Ueberhaupt ist entschieden Vesque das häufige Vorkommen des isolateralen Blattbaues bekannt, doch berücksichtigt er kaum dessen Verbreitung in der mitteleuropäischen Flora. — Die Ansicht Vesque's, dass die Vertheilung der Spaltöffnungen nicht ganz parallel gehe mit der Ausbildung des Mesophylls auf beiden Blattseiten und dass sich diesbezüglich eine ziemliche Unabhängigkeit kundgäbe, ist richtig. Wir erinnern nur an die Blätter von *Linum tenuifolium*. Das Mesophyll zeigt hier keine bedeutenden Differenzen auf beiden Blattseiten, wenschon die Unterseite gefördert ist, die Spaltöffnungen aber sind auf eine Seite, die obere, beschränkt.

Nach Vesque sollen bei sämtlichen Compositen Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten vorkommen. In der That sind Ausnahmen selten, doch durchgreifend ist dies Verhalten nicht. So hat *Centaurea argentea* die Spaltöffnungen nur unterseits, was eben mit einer scharf ausgeprägten Dorsiventralität in Verbindung steht.

1) Stahl (l. c. p. 36) hält die biologische Bedeutung der Verticalstellung von Blättern an Wasserpflanzen, wie *Hydrocotyle bonariensis*, *Alisma Plantago*, *Sagittaria*, für eine andere, als sie es für die gleiche Erscheinung bei Pflanzen trockener Standorte sei. Er ist der Ansicht, dass bei den Wasserpflanzen die Verticalstellung deshalb eintrete, um für die Blätter die Gefahr des unter Wasser Getauchtwerdens, durch Regen etc., zu vermindern. Zu diesem Schlusse gelangt Stahl wohl in Folge seiner Deutung, welche er für die Verticalstellung bei



sich aber noch bessere Beispiele dafür finden, dass auch Pflanzen feuchter Standorte, die aber starker Besonnung ausgesetzt sind, isolaterale Blätter oder doch zu solchem Bau hinneigende besitzen. Es erscheint uns auf Grund des Angeführten die Insolation als der wesentlichste Faktor, welcher auf die isolaterale Ausbildung der Blätter hinwirkt.

Es fragt sich nun, welchen Zweck die iso- und bilaterale Ausbildung der Blätter und die damit verbundene, mehr oder minder verticale Blattstellung hat, welche Vortheile damit erreicht sein sollen. Diese Frage wurde schon mehrfach discutirt und auch einigermaassen übereinstimmend dahin beantwortet, eine solche Stellung der Blätter sei eine Schutzeinrichtung gegen zu intensive Beleuchtung und damit verbundene zu starke Transpiration. In dem Sinne äussert sich wohl Stahl<sup>1)</sup>, wenn er sagt: „man hat die verticale Stellung der Assimilationsorgane der Neuholländer Pflanzen mit Recht als eine Anpassung an trockene Klimate angesehen.“ Und<sup>2)</sup>: „Während bei schwacher Beleuchtung der Assimilationsapparat sorgfältig gespannt wird, um das spärliche Licht in gehöriger Weise aufzufangen, sehen wir an lichtreichen Orten diese Neigung weniger hervortreten oder selbst einem entgegengesetzten Verhalten in mehr minder ausgeprägter Weise Platz machen.“

Pflanzen trockener Standorte annimmt, wo er in ihr ein Schutzmittel gegen zu starke Transpiration erblickt. Wir gelangen zu unserem theilweise abweichenden Standpunkte später. Hier nur einiges gegen obige Stahl'sche Deutung. *Alisma* bewohnt Gräben, Pfützen etc., und erhebt sich in der Regel ziemlich hoch über die Wasseroberfläche, die ja an den genannten Standorten häufig genug ganz schwindet und nur Schlamm zurücklässt. Die Gefahr des Untergetauchterdens ist also bei dieser Pflanze keine grosse. Andererseits wissen wir von den *Alisma*-Arten, dass sie auch Wasserblätter treiben und auch unter Wasser gut gedeihen. Für das Blatt der Pflanze scheint demnach dieses Element wenig nachtheilig zu sein.

Für *Hydrocotyle bonariensis* weist Stahl ferner nach, dass die Verticalstellung der Spreite nur bei starker Beleuchtung eintritt; bei einseitigem Lichteinfall wird sie horizontal gestellt. Das Agens, welche die Stellung der Blätter beherrscht, ist also wieder das Licht. Würde die Senkrechstellung der Blätter die von Stahl angenommene Bedeutung haben, dann müsste man eine grössere Unabhängigkeit derselben von äusseren Faktoren, also von der Beleuchtungsintensität, erwarten dürfen.

1) l. c. p. 26.

2) l. c. p. 29.

J. Vesque<sup>1)</sup> spricht sich im Gegenstande folgendermaassen aus: „La cette structure centrique exprime une adaptation à un éclairage violent, tel que la lumière qui a traverse la moitié supérieure de la feuille et la lumière diffuse renvoyée par les objets environnants, dépasse encore l'intensité optimale dont parle M. Faminzin.“ — Vesque anerkennt also klar die Beziehung, die zwischen „centrischem“ Baue und hoher Lichtintensität herrscht, doch scheint aus der angeführten Stelle hervorzugehen, dass er die mit dem „centrischen“ Bau verbundene, mehr minder verticale Stellung der Blätter übersehen habe. Vielleicht hat Vesque seine Untersuchungen an Herbarmaterial angestellt.

Hentig urtheilt über die Bedeutung der senkrechten Blattstellung wenig überzeugend; er führt dafür gleich eine Armee von Faktoren ins Treffen „wegen zu intensiver Beleuchtung, wegen der herrschenden Windrichtung oder in Folge anderer Ursachen“.<sup>2)</sup>

Alle diese Erklärungen scheinen mir einen ganz wesentlichen Punkt zu übersehen; man beachtet wohl die senkrechte Stellung der Blätter, übersieht aber unbewusst den isolateralen Bau derselben. Ich finde, dass, um Stahl's Worte zu gebrauchen, auch beim isolateralen Blattbau „der Assimilationsapparat sorgfältig ausgespannt wird“, ja selbst sorgfältiger als bei dem dorsiventralen; nur bringt ihn das Assimilationsorgan in eine dem herrschenden Lichte angemessene Lage. Es ist also zu betonen, dass, wenn uns die senkrechte Stellung der Blätter in der That eine Schutzeinrichtung gegen zu hohe Lichtintensität und Transpiration vorstellt, dabei die Pflanze auch bestrebt ist, das, was ihr durch eine für die Assimilation nun minder günstige Lage entginge, durch eine Vermehrung und Vervollkommnung des Assimilationsgewebes wieder einzubringen; dieses erscheint ja an isolateralen Blättern oft geradezu in verdoppeltem Maasse, wenn auf beiden Blattseiten eine vollkommen gleichwerthige Ausbildung Platz gegriffen hat. Ja, es ist fraglich,

1) l. c. p. 30.

2) Hentig (l. c. p. 439) behandelt hauptsächlich die Senkrechthstellung der Blätter in der Familie der Myrtaceen. „Von europäischen Gewächsen, die hierher passen, sind kaum mehr als *Lactuca Scariola* und die *Cladodien* von *Ruscus* zu nennen.“



ob der Ertrag der Assimilationsthätigkeit bei einer solchen Stellung und Ausbildung der Assimilationsorgane nicht ein höherer wird, als wenn bloß eine Blattseite unter noch günstigeren Beleuchtungs-umständen dabei vorwiegend thätig ist. Deshalb bin ich auch nicht von vornherein davon überzeugt, dass die senkrechte Blattstellung und der isolaterale Blattbau eine Schutzeinrichtung gegen zu hohe Lichtintensität und zu starke Verdunstung vorstellen. Ich halte auch die Frage für berechtigt, ob nicht eine derartige Ausbildung bei hohen Lichtintensitäten deshalb Platz greift, weil durch sie die absolute Assimilationsleistung gehoben wird, indem die gebotene Lichtintensität ausreicht, um auch bei verticaler Blattstellung in dem an beiden Blattseiten angebrachten Assimilationsapparat eine energische Assimilationsthätigkeit zu unterhalten.

Es ist ja nicht unwahrscheinlich, dass die senkrechte Blattstellung wenigstens in manchen Fällen, so z. B. für die Neuholländer-Pflanzen, auch als Schutzeinrichtung gegen zu starke Verdunstung wesentlich in Betracht kommt, doch bleibt in jedem Falle der von uns angeführte Gesichtspunkt nicht zu übersehen.

Zur Herabsetzung der Transpiration fänden sich noch wirksamere Einrichtungen, als es eine senkrechte Blattstellung ist. Solche sind zunächst: Verminderung der Zellzwischenräume, Entwicklung stark cuticularisirter Oberhautaussenwände, Ausbildung eines starken Haarfilzes. Wir finden nun an isolateralen Blättern von diesen Schutzmitteln oft gar keine Anwendung gemacht. Besonders fällt häufig das lockere Gefüge des Mesophylls auf. (Vergl. die Fig. 5 u. 7, Taf. XXVII, Fig. 2, Taf. XXIX; noch auffälliger ist dies bei *Armeria vulgaris*, *Genista tinctoria* etc., von denen wir indess keine Abbildung aufgenommen haben.) In anderen Fällen dagegen, wo es die Standortsverhältnisse aber auch ohne weiteres als nothwendig erkennen lassen, finden sich die oben genannten Schutzeinrichtungen auch an Pflanzen mit isolateralen Blättern angewendet. So werden die Intercellularräume ungemein beschränkt bei dem in *campis aridis* vorkommenden *Halimodendron argenteum*, bei *Atraphaxis lanceolata*, die in *deserto caspio* ihren Wohnsitz hat, bei unserem *Eryngium campestre*; oder wird die Epidermis stark verdickt und liegen die Spaltöffnungen versenkt, wie bei unserem *Linum tenuifolium*, oder kommen endlich mächtige Lagen von Filzhaaren auf



beiden Blattseiten zur Entwicklung wie bei *Centaurea mucronifera* und *Papaver spicatum*.

Die erwähnte Thatsache, dass wir bei vielen isolateral gebauten Blättern die eben angeführten, auf eine Herabsetzung der Transpiration hinwirkenden Behelfe nicht angewandt finden, obgleich sie einfacher erscheinen als der Uebergang von dorsiventraler zu isolateraler Ausbildung, endlich auch der Umstand, dass sich Verticalstellung und isolateraler Bau auch an Pflanzen entschieden feuchter Standorte vorfindet, scheinen gegen die Auffassung, ein solcher Blattbau repräsentire zunächst eine Anpassung zum Zwecke einer verminderten Transpiration, zu sprechen.

Viel eher dürfte diese Stellung und der damit verbundene Bau der Assimilationsorgane in anderer Weise eine Anpassung an hohe Lichtintensitäten darstellen. Dabei liegen aber für die ursächliche Wirkung der hohen Lichtintensitäten noch immer zwei verschiedene Möglichkeiten vor. 1) Es kann sein, dass die hohen Lichtintensitäten, wenn sie auf die Blattflächen senkrecht einfallen, für die assimilirenden Zellen schädigend sind und deshalb die Verticalstellung der Blattflächen nothwendig ist; da aber das herrschende Licht genügt, um auch bei dieser Stellung der Blattflächen, die Assimilation zu unterhalten, und da beide Blattseiten gleiche Lichtmengen erhalten, wird auch die zweite Blattseite vorwiegend für die Funktion der Assimilation ausgestattet; oder 2) es erfolgt die Senkrechtheitsstellung der Blätter einzig ob des Vortheils, welchen die hohe Lichtintensität für die Assimilation gewährt. Indem jene ausreicht, auch bei verticaler Stellung der Blätter die Assimilation in geförderter Weise zu unterhalten, wobei zu möglichster Ausnutzung der Verhältnisse auch die zweite Blattseite vorwiegend den Assimilationszwecken dienstbar gemacht werden kann.

Die an hohe Lichtintensitäten angepassten Pflanzen haben, wie es scheint, einen bedeutenden Vortheil im Kampfe um die Existenzbedingungen erreicht. Ihre Organisation lässt sie auch auf ihnen weniger zusagenden, selbst schattigen Standorten relativ gut fortkommen und selbst hier ihre Existenzbedingungen finden. Dies gilt namentlich für einige Pflanzen, welche darin durch eine gewisse Plasticität, der nach sie ihre Organe den Standortsverhältnissen angemessen theilweise zu modificiren vermögen, unterstützt werden

Der Grad der Accomodationsfähigkeit ist ein sehr verschiedener; *Lactuca Scariola* geht nach Stahl darin so weit, dass sie am schattigen Standort selbst ihr oberseitiges Pallissadengewebe nicht ausbildet. Bei *Centaurea Jacea* ist die Aenderung im Baue des Blattes am schattigen Standorte geringer; es bleibt immer erkennbar, dass die Pflanze eigentlich für andere Verhältnisse geschaffen ist, denn auch im Blatte der Schattenpflanze finden wir unterseits noch eine Palissadenlage wohl entwickelt. Trotzdem giebt aber die Pflanze am schattigen Standort die verticale Stellung der Blätter beinahe völlig auf, und stellt sie so, dass nur die Oberfläche möglichst viel Licht erhält, dass dieser eine beträchtlichere Assimilationsthätigkeit ermöglicht wird.

Typische Schattenpflanzen besitzen ein solches Accomodationsvermögen an den jeweiligen Standort nicht; auf insolarisiertes Gebiet gebracht, verändern sie ihre histologische Ausbildung kaum, erhalten aber bald ein krankhaftes Aussehen. Stahl hat dies für *Oxalis acetosella* und *Epimedium* ausführlicher dargelegt.

Anhangsweise muss ich noch zwei Punkte berühren. Ausser den in dieser Arbeit behandelten Pflanzen mit mehr minder verticaler Stellung der Blattspreiten und isolateraler Ausbildung kommt eine starke Aufrichtung der Blätter, und zwar solcher, welche deutlich dorsiventralen Bau besitzen, noch bei vielen Pflanzen vor. Die diesbezüglichen von Stahl erwähnten Fälle haben wir schon p. 555 genannt. Auch Wiesner<sup>1)</sup> führt diese scheinbar „ungünstige fixe Lichtlage“ für die Blätter von *Salix*-Arten, für *Sorbus Aria*<sup>2)</sup>, *Populus alba*, *Lycium barbarum* etc. an. Für einen grossen Theil derartiger Fälle gewinnen wir durch die vorliegenden Untersuchungen Aufklärung, indem wir finden, dass an den Blattunterseiten auch dieser Pflanzen eine stärkere Ausbildung des Assimilationssystems Platz zu greifen beginnt, also Anfänge isolateraler Ausbildung vorliegen. Hierher gehören z. B. *Marrubium vulgare*, *Picris hieracioides*, *Thesium*-Arten (deren Blätter nahezu vollkommen isolateral gebaut sind). In

1) „Monographie des Heliotropismus“ II. Thl. p. 45. In Denkschriften der kaiserl. Akad. der Wissensch. zu Wien, Bd. 43, 1882.

2) Bei welcher Pflanze indess nur die unausgewachsenen Blätter aufgerichtet stehen.



anderen Fällen, wie bei *Salix*-Arten, *Populus alba* etc., mögen für die Aufrichtung der Blätter andere Momente maassgebend sein, die biologische Bedeutung derselben scheint uns gegenwärtig noch verborgen.

In den besprochenen Fällen isolateralen Blattbaues haben wir es durchweg mit Blättern zu thun gehabt, in denen die typische Form der Assimilationszellen, Palissaden zur Anwendung kommen. Die isolaterale Ausbildung ist aber natürlich nicht an diese Zellform gebunden. In der That giebt es auch unter den Dicotylen Pflanzen mit isolateraler Ausbildung und Steilstellung der Blätter, denen ebenfalls mehr minder sonnige Standorte eigen sind, die aber trotzdem nicht zur Bildung von Palissaden kommen.

Von Stahl werden die Thesen ob der Steilstellung ihrer Blätter erwähnt. *Thesium montanum*, das ich untersuchte, zeigte auch isolateralen Blattbau, doch besteht das Mesophyll vorwiegend aus rundlichen Zellen, deren der Ober- und Unterseite genäherte Lagen chlorophyllreicher sind als die medianen. Die subepidermalen Zellschichten lassen eine geringe Streckung mehr minder senkrecht zur Blattfläche erkennen, doch kann man kaum von Palissaden sprechen. Noch weniger können wir solche in den kleinen, steil aufgerichtet stehenden Blättchen von *Osyris alba* entdecken. Auch die Blättchen dieser Pflanze sind vollkommen isolateral gebaut, die Epidermen beider Seiten sind gleich, Spaltöffnungen auf beiden gleich reichlich vorhanden. Das Mesophyll besteht durchweg aus mehr minder rundlichen Zellen, welche in der Mitte grösser und chlorophyllärmer sind. Bei dieser Pflanze unterliegt die starke Insolation ihrer Standorte keinem Zweifel.

Warum kommt es nun bei den erwähnten Santalaceen nicht zur Differenzirung von Palissaden? Hier greifen eben jene phylogenetischen, mit specifischen Organisations- und biologischen Verhältnissen verknüpften Momente ein, von denen wir p. 549 gesprochen haben. Vielleicht liegt uns gerade für die Santalaceen der Grund, warum die Anpassung der assimilirenden Zellen an eine höhere Form nicht erfolgt, nahe. Es ist doch sehr wahrscheinlich, dass der Parasitismus dieser Pflanzen hier im Spiele ist. Durch ihre parasitische Lebensweise werden die Santalaceen theilweise durch fremde Arbeit ernährt; ihre eigene Thätigkeit wird dadurch herab-



gesetzt und auch der Impuls zu einer Vervollkommnung in dieser Richtung.

Zu den ältest bekannten Beispielen isolateralen Blattbaues gehört die Mistel. Schon Bonnet hat den gleichen Blattbau beider Blattseiten und die damit verbundenen Stellungsverhältnisse der Mistelblätter hervorgehoben; aller Wege begegnen wir Citaten dieser Bonnet'schen Beobachtung. Auch im Mistelblatte fehlen aber Palissaden vollständig, und da wir es wieder mit einem Parasiten zu thun haben, gewinnt unsere Auffassung über die Ursache des Ausbleibens der Palissaden bei den erwähnten Pflanzen an Wahrscheinlichkeit.

Graz, im März 1884.

### Figuren-Erklärung.

Sämmtliche Figuren sind mit der Camera lucida entworfen und dann entweder in demselben oder bei geringerem Maassstabe ausgeführt. S = Siebtheil, der Holztheil ist in der Regel durch einfache schiefe Schraffirung angedeutet.

#### Tafel XXVII.

Fig. 1. Blattquerschnitt von *Anchusa italica* Retz. o Ober-, u Unterseite. (220.)

Fig. 2. Blattquerschnitt von *Caccinia strigosa* (*Anchusa strigosa* Labill.?) (90.)

Fig. 3. Blattquerschnitt von *Linosyris vulgaris* L. (220.)

Fig. 4a. Blattquerschnitt von *Solidago mollis* Bartl.; Fig. 4b. das in den von der Mittelrippe etwas fernerer Parthien des Blattes einschichtige Schwammparenchym in Flächenansicht; die anliegenden Tracheiden-Aestchen schematisch angegeben. (220.)

Fig. 5. Blattquerschnitte von *Centaurea Jacea* L. (a einer Pflanze von sonnigem, b einer solchen von schattigem Standorte) (220.)

Fig. 6. Ein Stück der Stengelrinde von *Boltonia glastifolia* L'Hér. in Stengelquerschnittsansicht. (145.)

Fig. 7. Blattquerschnitt von *Centaurea macrocephala* Muss.-Puschk. (220.)

## Tafel XXVIII.

- Fig. 1. Blattquerschnitt einer *Artemisia* sp. (220.)  
 Fig. 2. Blattquerschnitt von *Cirsium arvense* Scop. (220.)  
 Fig. 3. *Moricandia arvensis* DC. a Blattquerschnitt; b Querschnitt durch ein Gefäßbündel des Blattes (schematisch gezeichnet) mit den dasselbe umschließenden Zellen. Dieselben „Scheidenzellen“ im Längsverband in tangentialer Aufsicht (3c) und am längsdurchschnittenen, schematisch angedeuteten Gefäßbündel (3d). (165.)  
 Fig. 4. Der der oberen Blattseite angehörige Theil eines Blattquerschnittes von *Crambe maritima* L. (165.)  
 Fig. 5. Blattquerschnitt von *Chelone Torreyi* DeC. (220.)  
 Fig. 6. Blattquerschnitt von *Halimodendron argenteum* DeC. (165.)

## Tafel XXIX.

- Fig. 1 (a, b). Blattquerschnittspartieen von *Solidago rigida* L. (220.)  
 Fig. 2. Blattquerschnitt von *Scabiosa ucrainica* L. (165.)  
 Fig. 3. Blattquerschnitt von *Linum tenuifolium* L. (220.)  
 Fig. 4. Längsschnitt, längs der Mediane, durch's Blättchen von *Sarothamnus Scoparius* Wimm. (220.) Verschiebung der Palissaden nach links — gegen die Blattspitze.  
 Fig. 5. Blattquerschnitt von *Boltonia glastifolia* L'Hér. (220.)

## Tafel XXX.

- Fig. 1. Blattquerschnitt von *Silene inflata* Smith. (220.)  
 Fig. 2. Blattquerschnitt von *Dianthus Caryophyllus* L. t = Tüpfel, m = Complex mechanischer Zellen, hier wie auch an anderen Figuren der Tafel XXX sowie der folgenden durch gekreuzte Schraffirung angedeutet. (220.)  
 Fig. 3a—c. *Eryngium campestre* L. a Basaltheil eines Blattes, Stiel mit Fortsetzung in die Mittelrippe und dem 1. Fiedernpaar (natürl. Gr.); b Querschnitt durch den Blattstiel (5); c Querschnitt durch die Rippe der rechtsseitigen Fieder an der Stelle der ersten Theilung dieser. Die Rippe springt da bis an den Innenwinkel vor und besteht hier aus collenchymatischen Zellen, deren Ausbreitung am Querschnitte mittels der punktirten Linie angegeben ist.  
 Fig. 4. Blattquerschnitt von *Falcaria Rivini* Host. (310.)  
 Fig. 5. Querschnitt durch den Scheidentheil des Blattes von *Foeniculum vulgare* Gärtn.; b desgleichen an der Uebergangsstelle in die stielrunde Blattmittelrippe. (5.)

## Tafel XXXI.

- Fig. 1. Blattquerschnitt von *Turgenia latifolia* Hoffm. (220.)  
 Fig. 2. Schematisches Bild eines ganzen Querschnittes durch das Blatt von *Alsine pinifolia* Bieb. Der Verlauf der Palissadenreihen ist in einem Theile der Figur angedeutet. (60.)  
 Fig. 3a. Querschnitt durch die Mittelrippe des Blattes von *Foeniculum vulgare* (20); b desgleichen durch einen Fiederlappen letzter Ordnung (30).  
 Fig. 4. Längsschnitt durch das Blatt von *Arenaria longifolia* Bieb. (145.)

Fig. 5. Schematisches Bild eines ganzen Querschnittes durch das Blatt von *Salsola Kali* L. (20.)

Fig. 6 (a, b). Längsschnitte durch das Blatt von *Isolepis australis*; bei sind die Palissaden aus der auf die Oberfläche senkrechten Lage weit mehr abgelenkt als bei a; dort grenzen sie nicht unmittelbar an die Epidermis, sondern an ein Bündel mechanischer Zellen. sp gegen die Blattspitze sehender Theil des Längsschnittes. (220.)

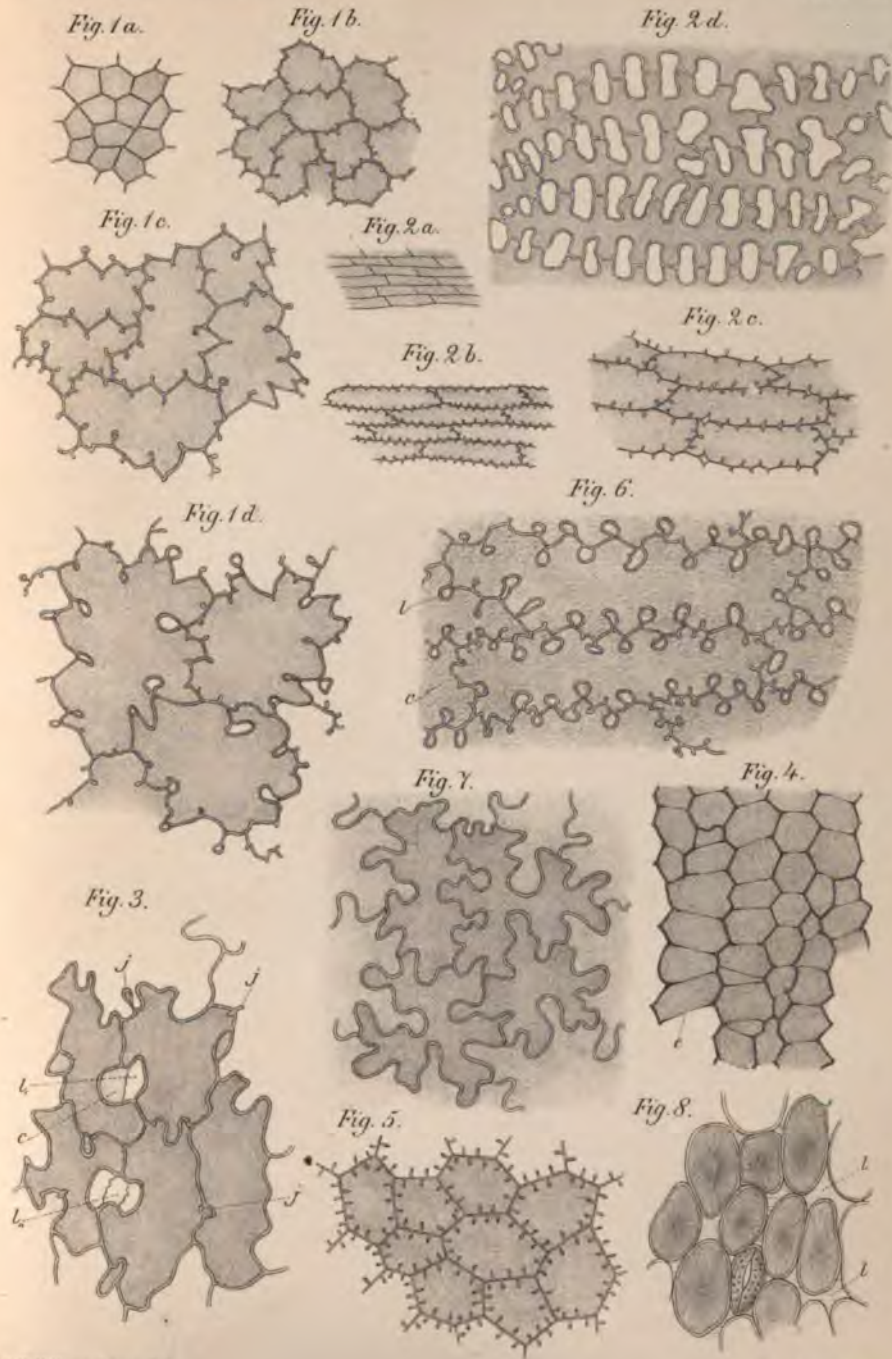
Fig. 7. Querschnitt eines Blättchens von *Galium purpureum* L., umfassend die Blattmittelrippe und den angrenzenden Theil der rechtsseitigen Lamina. (310.)

Fig. 8. Ein Stück der Epidermis vom Blatte der *Arenaria longifolia* Bieb. (165.)

---







*G.H. Miller ad nat. del.*

*C. Lane lith.*



.

.

.

.

.

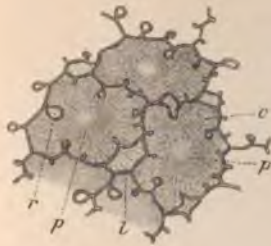
.

.

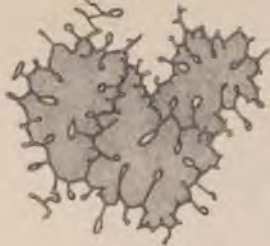
.



*Fig. 1.*



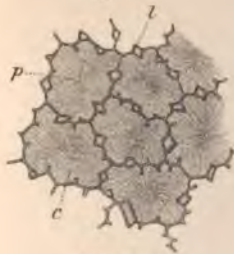
*Fig. 2.*



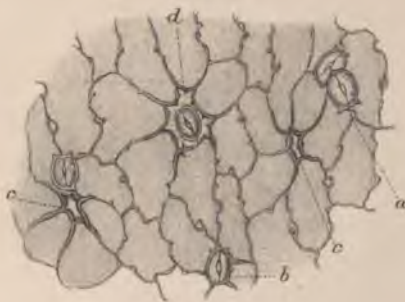
*Fig. 3.*



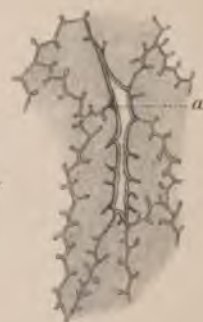
*Fig. 4.*



*Fig. 5.*



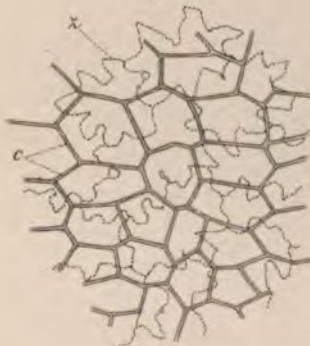
*Fig. 7.*



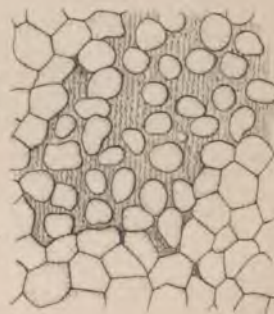
*Fig. 6.*



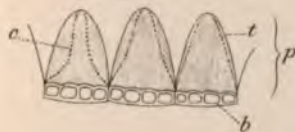
*Fig. 10.*



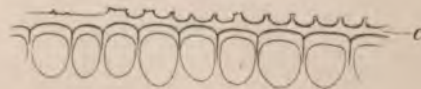
*Fig. 8.*



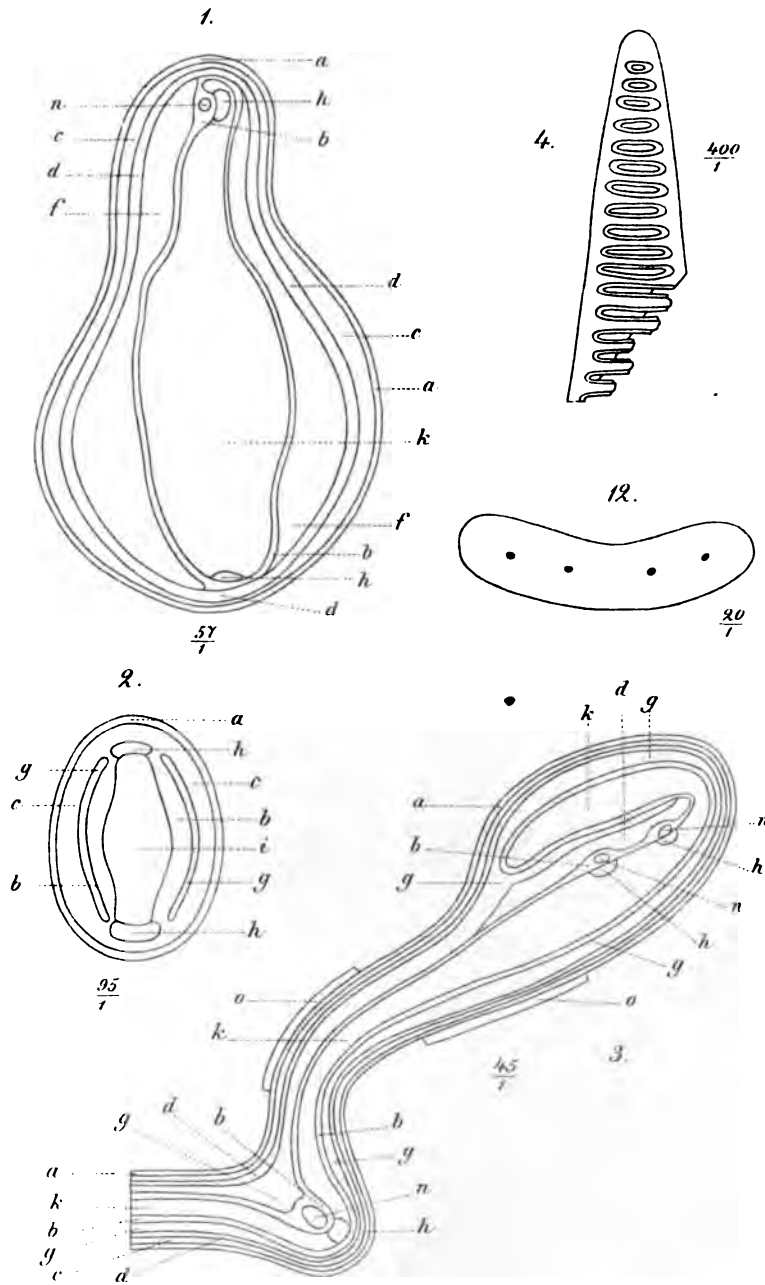
*Fig. 11.*



*Fig. 9.*







P. Tiedt: k. gex.

C. Laue lith.

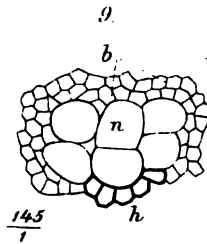
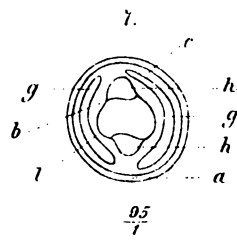
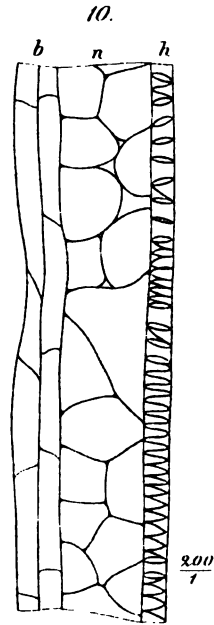
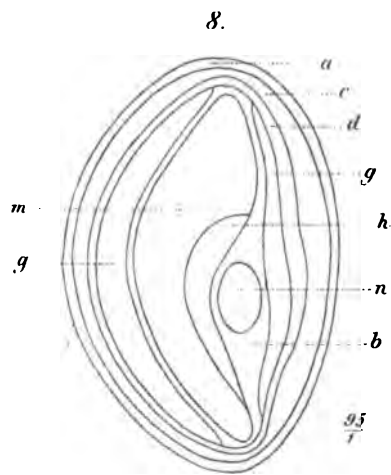
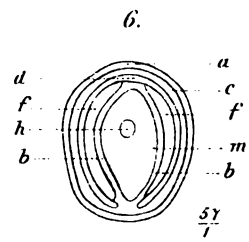
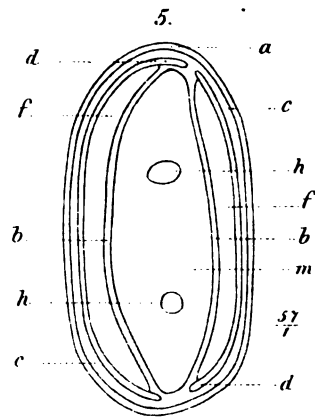


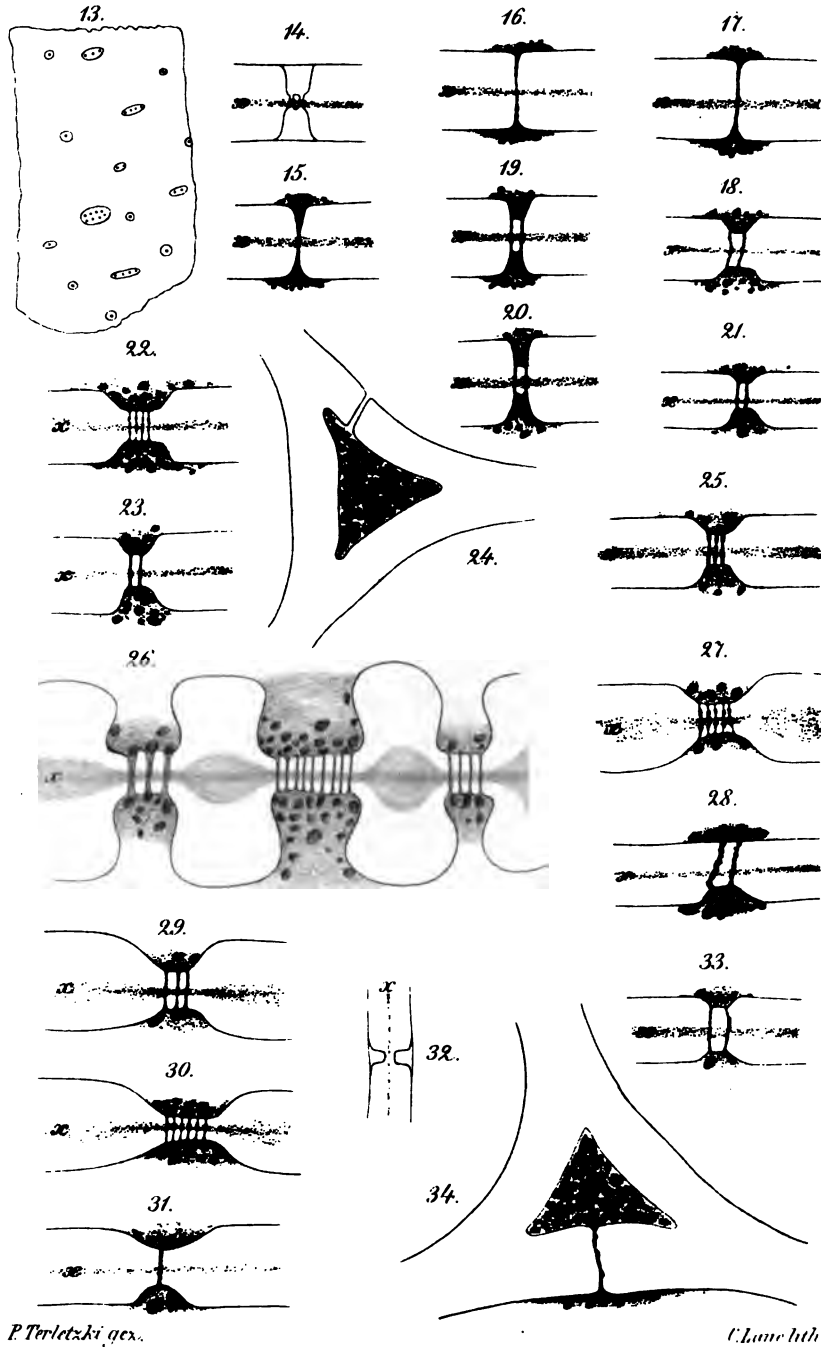
1

-

.

.

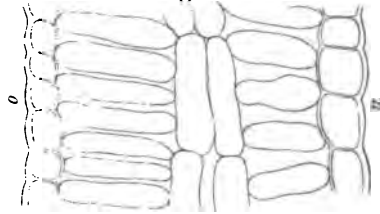




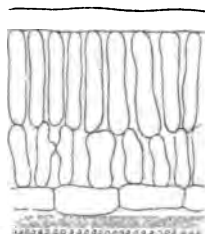


1

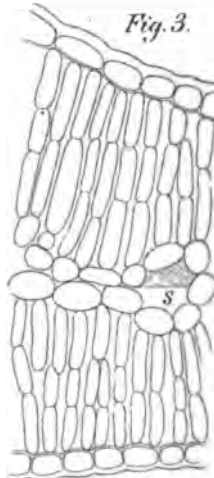
*Fig. 1.*



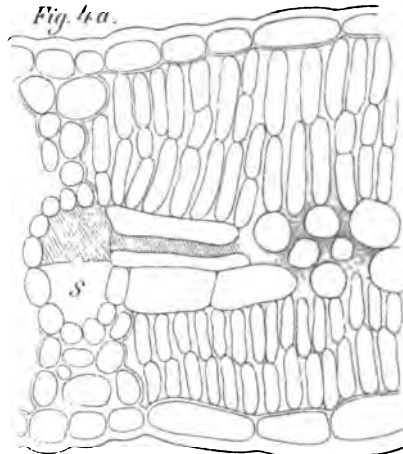
*Fig. 2.*



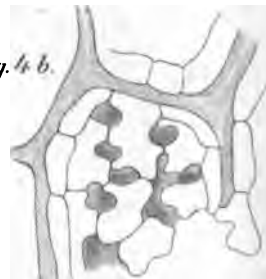
*Fig. 3.*



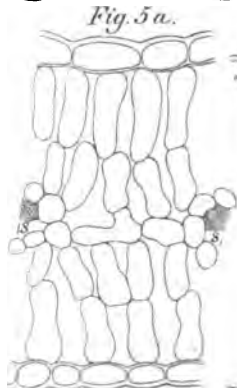
*Fig. 4 a.*



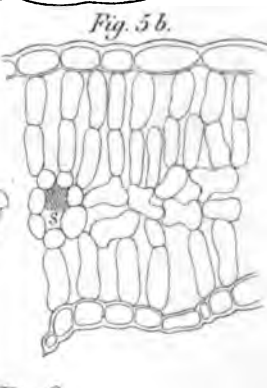
*Fig. 4 b.*



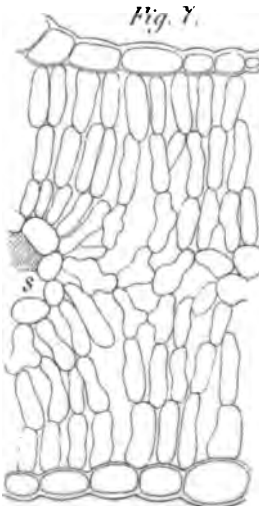
*Fig. 5 a.*



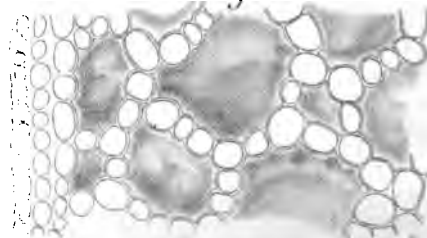
*Fig. 5 b.*



*Fig. 7.*



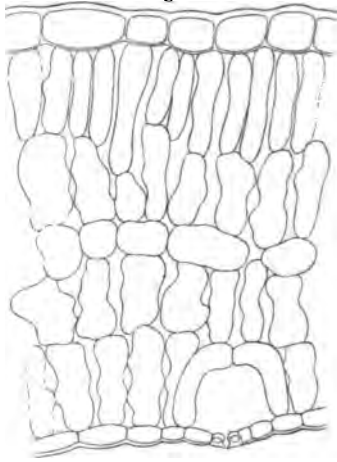
*Fig. 6.*



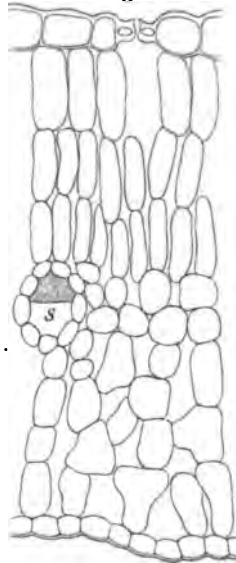
*E. Heinricher ad nat. del*

*C. Laue lith.*

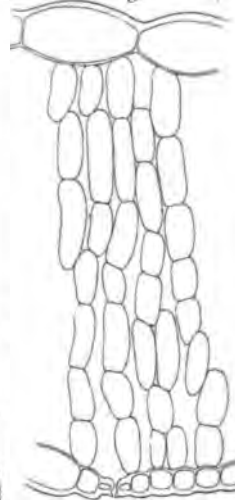
*Fig. 1.*



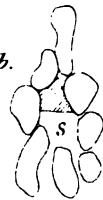
*Fig. 2.*



*Fig. 3 a.*



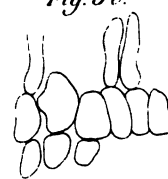
*Fig. 3 b.*



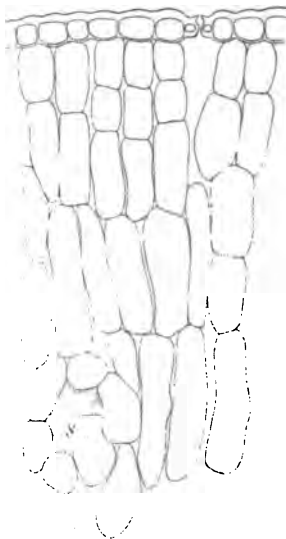
*Fig. 3 d.*



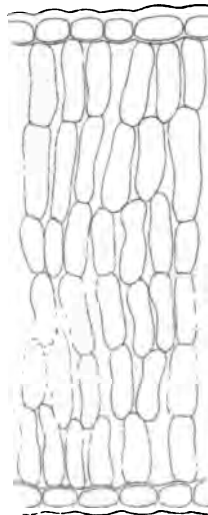
*Fig. 3 c.*



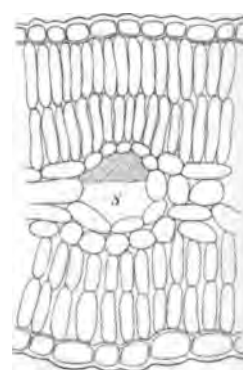
*Fig. 4.*



*Fig. 5.*



*Fig. 6.*



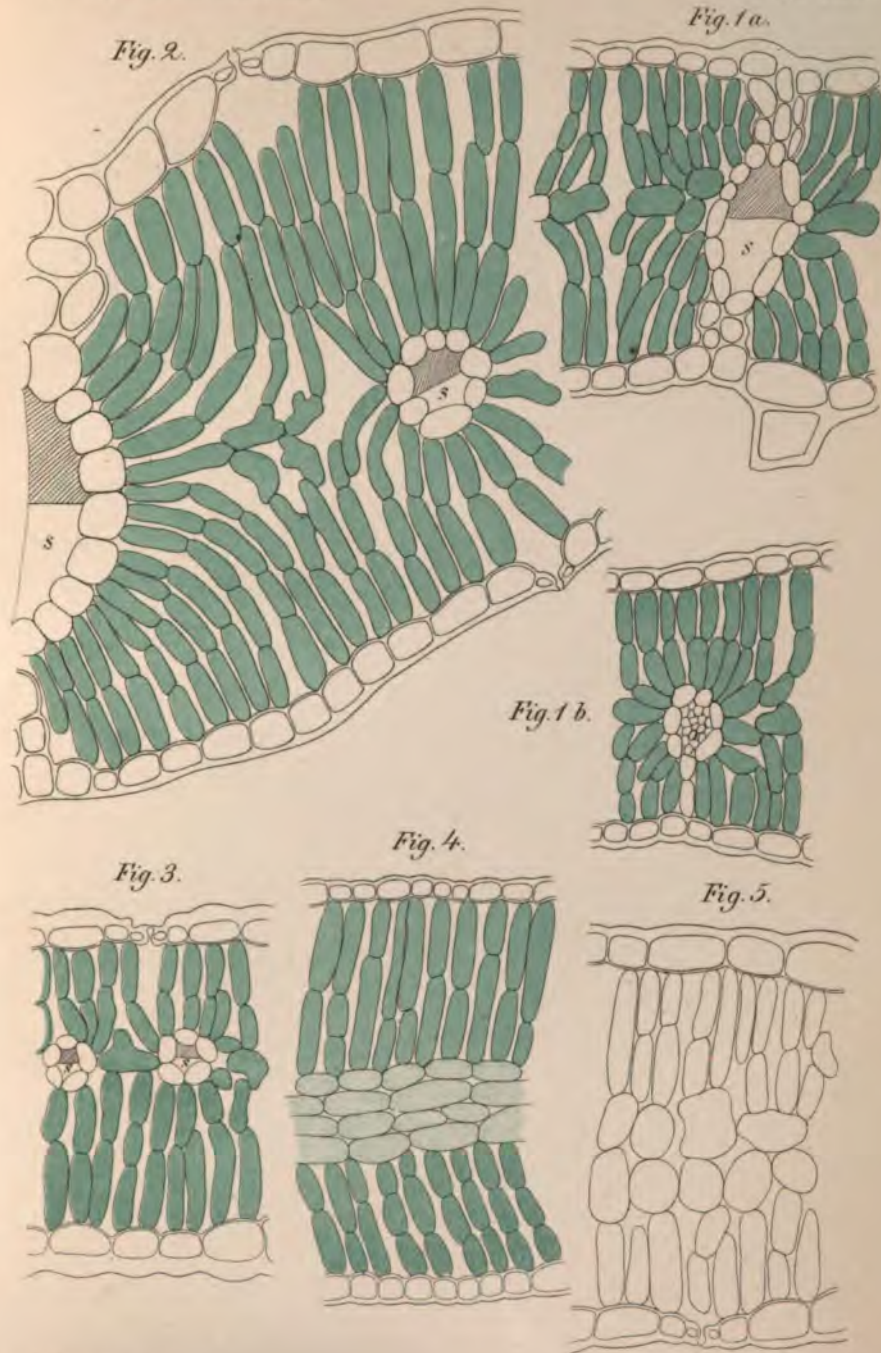


1. The first part of the document is a list of names and dates.

1.

2.

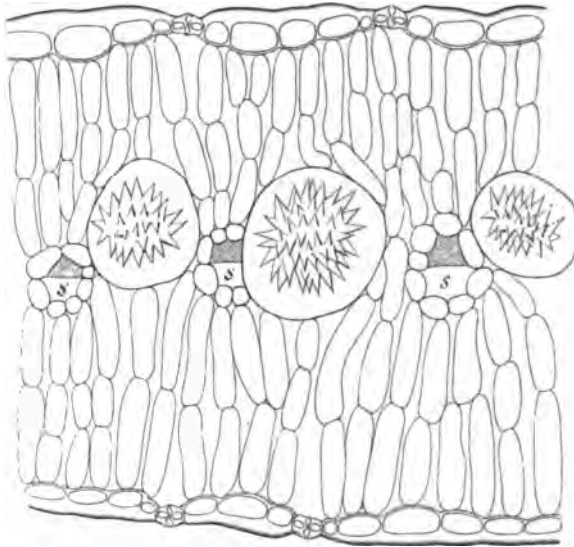
3.



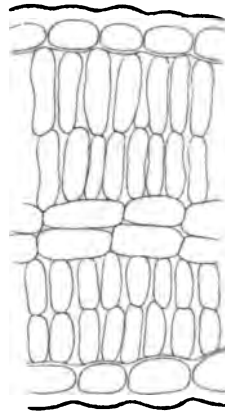
*E. Hanricher ad nat. del.*

*C. Laue lith.*

*Fig. 1.*



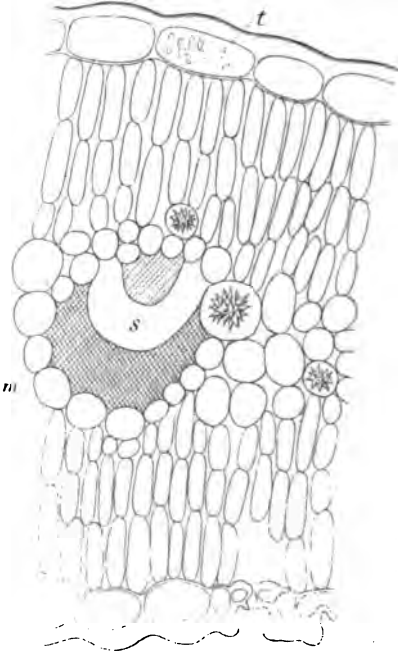
*Fig. 4.*



*Fig. 3 c.*



*Fig. 2.*



*Fig. 3 a.*



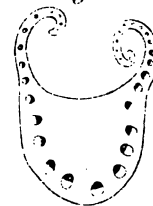
*Fig. 5 a.*



*Fig. 3 b.*



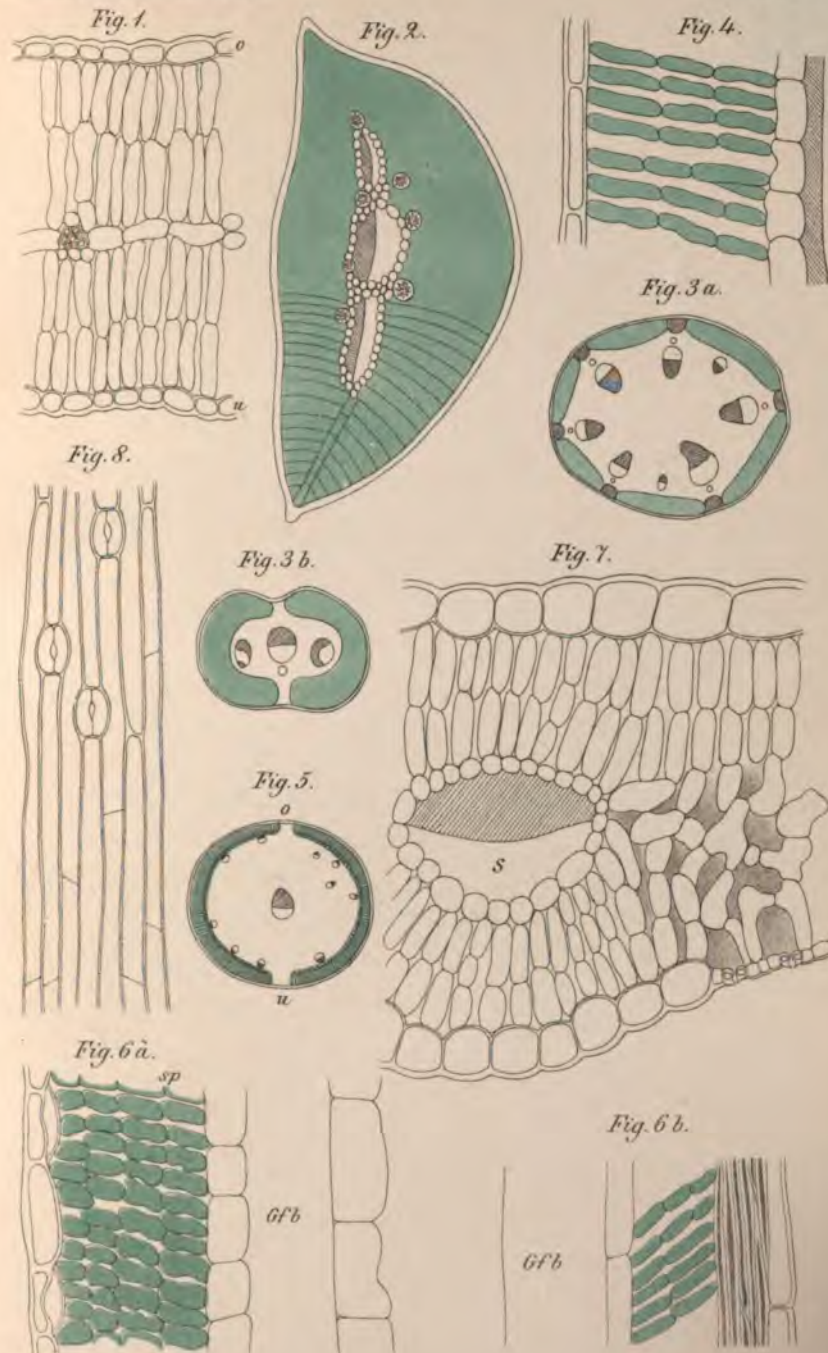
*Fig. 5 b.*



*F. Heurcker ad nat. del.*

*C. Laue lith.*





*E. Haenricher ad nat. del.*

*C. Laue lith.*



# Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen<sup>1)</sup>.

Von

**Dr. Emil Godlewski.**

Professor der höheren landwirthschaftl. Landeslehranstalt in Dublany bei Lemberg.

---

## I.

Die Frage über die Ursachen des Saftsteigens in dem Holzkörper der Pflanzen ist in der letzten Zeit wieder zum Gegenstande einer lebhaften Discussion geworden. Bis auf wenige Jahre hat sich die Sachs'sche Imbibitionstheorie einer fast allgemeinen Zustimmung erfreut. Es ist nur Böhm gewesen, der in seinen zahlreichen Schriften immer und immer diese Theorie zu bekämpfen suchte, und der seit längerer Zeit die Ansicht vertrat, dass das steigende Wasser nicht in den Zellwänden, sondern in den Lumina der Holzelemente sich bewegt. Böhm hat aber mit seinen Ansichten kein Glück gehabt: nicht nur konnten sich dieselben lange Zeit hindurch keine Anerkennung erwerben, sondern wunderbarer Weise wurden die Arbeiten Böhm's von den Anhängern der Imbibitionstheorie, ja von

---

1) Diese Abhandlung, im Laufe des Novembers und Decembers 1883 in polnischer Sprache geschrieben, wurde in der Sitzung vom 20. Januar 1884 der Krakauer Akademie der Wissenschaften vorgelegt. Erst später habe ich die Arbeit von Westermaier „Zur Kenntniss der osmotischen Leitungen des lebenden Parenchyms“ (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, Hft. 8) kennen gelernt. Diese Arbeit, welche in gewissen Ansichten mit der meinigen übereinstimmt, bespreche ich unter III.



den meisten Botanikern fast gänzlich ignorirt, und ohne Rücksicht auf die Gegenbeweise, welche Böhm angebracht hat, wurde die Imbibitionstheorie sogar in den neuesten Lehrbüchern als eine allein mögliche, ja als sicher festgestellte Theorie vorgetragen. Erst in den zwei letzten Jahren haben sich verschiedene Forscher, wie Vesque, Elfving, Russow, Hartig gegen die Imbibitionstheorie ausgesprochen. Es ist namentlich Robert Hartig gewesen, der die Unhaltbarkeit der Imbibitionstheorie auf das Bestimmteste nachwies. Seine schönen Untersuchungen über die Vertheilung des Wassers in dem Holzkörper<sup>1)</sup> haben festgestellt, dass zu jeder Zeit, sogar während der stärksten Transpiration, die Lumina der Zellen nicht lauter Luft, sondern auch bedeutende Mengen von flüssigem Wasser enthalten. Seine Einsägungsversuche<sup>2)</sup> haben dargethan, dass, wenn es an Bedingungen des Wassersteigens (Druckdifferenzen) in den Zelllumina fehlt, die Sprossen der Fichte welken, auch, wenn nicht nur sämtliche Zellwände der Tracheiden vollkommen mit Wasser gesättigt sind, sondern sogar die Lumina derselben mehr als 60 pCt. ihres Volumens an Wasser enthalten. Diese That- sachen reichen vollkommen hin, um die Imbibitionstheorie als unhaltbar zu erklären. In seiner letzten Schrift<sup>3)</sup> hat Hartig eine so erschöpfende Kritik der Imbibitionstheorie geliefert, dass damit die Sache als vollkommen erledigt zu betrachten ist, und wenn wir noch in Betracht ziehen, dass Vesque<sup>4)</sup> und Capus<sup>5)</sup> die Bewegung des Wassers innerhalb der Gefässe unmittelbar beobachtet haben, so können wir ohne jedes Bedenken den von Böhm so lange erfolglos vertheidigten Satz, dass der Transpirationsstrom des Wassers in den Zelllumina und nicht in den Zellwänden sich bewegt, als vollkommen sichergestellt gelten lassen.

1) Robert Hartig, „Ueber die Vertheilung der organischen Substanz des Wassers und Luftraumes in den Bäumen und über die Ursachen der Wasserbewegung in transpirenden Pflanzen“. Berlin 1882.

2) Robert Hartig, „Zur Lehre von der Wasserbewegung in transpirirenden Pflanzen“. Untersuchungen aus dem forstbotanischen Institut in München. III. Berlin 1883, S. 47.

3) R. Hartig, Gasdrucktheorie und die Sachs'sche Imbibitionstheorie. Berlin 1883.

4) Bot. Centralbl., Bd. 15, S. 371.

5) Comptes rendus, Bd. 97, S. 1087.

In Bezug auf die Frage, welche Kräfte es sind, die die Wasserbewegung innerhalb der Holzelemente veranlassen, ist nun wieder Böhm der erste gewesen, der sie zu beantworten suchte. Seine Ansichten in Bezug auf diese Frage fasst Böhm in folgenden Worten kurz zusammen: „Die durch Transpiration bedingte Wasserbewegung in den safterfüllten Zellen parenchymatischer Gewebe, ebenso wie die in den saftleitenden Hohlräumen des Splintes, ist ein durch Druckdifferenzen in den benachbarten Zellen bedingter Saugungsprocess.“

Böhm klagt mit Recht, dass diese seine Ansicht wie noch manche andere von ihm geäußerte, ohne einer ernstlichen Kritik unterworfen zu werden, von den Fachgenossen einfach ignoriert wurden. Ich will also versuchen, diese Ansichten einer näheren Kritik zu unterziehen.

Die Theorie von Böhm enthält eigentlich zwei ganz verschiedene Dinge: 1. Die Erklärung der Wasserbewegung in lebendigen Zellen der Wurzel und des Blattparenchyms. 2. Die Erklärung dieser Bewegung in den Gefäßen und Tracheiden des Holzes.

Wir wollen versuchen, auf diese beiden Theile der Böhm'schen Theorie etwas näher einzugehen.

1. In Bezug auf die Aufnahme des Wassers aus dem Boden durch die Wurzeln und auf die Bewegung desselben in lebendigen Parenchymzellen, sind mit Ausnahme von Böhm alle Botaniker darüber einig, dass diese Bewegung durch osmotische Kräfte vermittelt wird. Böhm tritt dieser allgemein anerkannten Ansicht entgegen, indem er behauptet, dass auch die Wasseraufnahme durch die Wurzeln und die Bewegung des Wassers in den lebendigen Zellen auf eine durch Druckdifferenz bedingte Saugung zurückzuführen ist. Die Einwände, welche Böhm gegen die Erklärung der Wasserbewegung im Blattparenchym durch osmotische Kräfte auführt, sind folgende:

1. „Die durch osmotische Spannungsdifferenz verursachte Wasserbewegung ist eine ausserordentlich langsame.“
2. „Die direct transpirirenden, d. i. Epidermiszellen, enthalten in der Regel kein Chlorophyll, können daher nicht assimiliren und somit keine osmotisch wirksame Substanzen erzeugen. Die in den Oberhautzellen enthaltene Flüssigkeit

unterscheidet sich allem Anscheine nach kaum wesentlich von gewöhnlichem Wasser und kann daher durch Verdunstung nicht concentrirter werden.“

3. „Würde der Wiederersatz des verdunsteten Wassers durch den osmotisch wirksamen Inhalt der Blattzellen veranlasst, so müsste bei Blättern von Pflanzen, welche im feuchten Raume assimiliren, auf der Oberhaut und in den Inter-cellularräumen Wasser abgeschieden werden, was jedoch niemals der Fall ist.“

4. „Bei einer grünbeblätterten Pflanze, welche im feuchten Raume verdunkelt wurde, müssen sich auffällige Spannungsdifferenzen in den Blattzellen in Bälde ausgleichen, indem die osmotisch wirksamen Substanzen theils verbraucht, theils in den Stengel abgeführt werden; es bleiben aber die Blätter frisch, wenn die Pflanze nach einiger Zeit bei fortdauerndem Lichtabschlusse in trockene Luft gebracht wird.“

5. „Wenn die Wasserbewegung in transpirirenden Blättern durch Konzentrationsdifferenzen des Inhaltes benachbarter Zellen verursacht wäre, so müsste in gleicher Weise auch das Saftsteigen in den sogenannten parenchymatösen Hölzern bewirkt werden, was wohl Niemand wird behaupten wollen.“

Es ist keine schwierige Aufgabe, die Grundlosigkeit aller dieser Einwände anschaulich zu machen.

1. Dass die osmotische Wasserbewegung ausserordentlich langsam ist, beweist gegen die Annahme einer solchen Bewegung im Blattparenchym gar nichts, da es sich hier um Bewegungen auf sehr kleinen Strecken handelt. Die geringe Geschwindigkeit der osmotischen Bewegung erklärt uns sogar, warum die Blattspuren in ein so feines Netz verzweigt sind. Könnte das Wasser im Blattparenchym selbst sich schnell genug bewegen, so würden die Verzweigungen der wasserleitenden Gewebe (Gefässbündel) in demselben überflüssig sein, und ein einfacher durch die Mitte des Blattes laufender Fibro-vascularstrang könnte für die Wasserversorgung der Blattgewebe vollständig hinreichen, höchstens würden noch Verzweigungen der mechanischen Elemente der Blattspuren nöthig sein. Wenn wir aber im Blattparenchym überall auf die Verzweigungen der trachealen Elemente stossen, so beweist dies, dass das Blattparenchym selbst zur



schnellen Wasserleitung sich nicht eignet und dass das Wasser in diesem Gewebe sich nur sehr langsam bewegen kann.

2. Dem zweiten Böhm'schen Einwande liegt eine wunderbare Confusion zu Grunde. Daraus, dass die Epidermiszellen in der Regel kein Chlorophyll enthalten, schliesst Böhm, dass sie keine osmotisch wirksamen Substanzen erzeugen. Wer hat denn bewiesen oder sogar nur behauptet, dass die osmotisch wirksamen Substanzen immer unmittelbar durch Assimilation entstehen? Wenn die Oberhautzellen nicht osmotisch wirken können, weil sie kein Chlorophyll enthalten, wie können dann irgend welche Wurzelzellen, Markzellen der Stengel, irgend welche Zellen chlorophyllfreier Pflanzen osmotische Wirkungen entwickeln? Wie soll man sich die Entstehung des Wurzeldruckes oder nur den Turgor und das Wachsthum irgend einer chlorophyllfreien Zelle denken?

Woraus Böhm schliesst, dass „die in der Oberhautzelle enthaltene Flüssigkeit sich allem Anscheine nach kaum wesentlich von gewöhnlichem Wasser“ unterscheidet und dass sie durch Verdunstung nicht concentrirter werden kann, ist mir auch unverständlich. Böhm dürfte doch wissen, dass eine 1-procentige Salpeterlösung noch nicht hinreicht, um die Plasmolyse der Oberhautzellen hervorzurufen.

Und endlich, die Oberhautzellen sind doch nicht die einzigen Wasser unmittelbar verdunstenden Zellen, da ja jeder weiss, dass auch die Mesophyllzellen den Wasserdampf in die Intercellularräume und aus diesen in die Atmosphäre durch die Spaltöffnungen aushauchen.

3. Was den dritten Einwand anbetrifft, so ist zu bemerken, dass die Ausscheidung des osmotisch aufgenommenen Wassers nach aussen keineswegs eine nothwendige Folge des osmotischen Vorganges bei constanter Wasserzufuhr ist, sondern dass sie einen speciellen Fall der osmotischen Erscheinungen, welcher selbst einer näheren Erklärung bedarf, bildet.

4. Der vierte Einwand hat ebenso wie der zweite in der unbegründeten und falschen Voraussetzung, dass die osmotisch wirkenden Stoffe nur durch Assimilation, also nur am Lichte, entstehen können, seinen Grund, er ist also ebensowenig gerechtfertigt wie der zweite Einwand.

5. Gegen den fünften Einwand ist zu bemerken, dass das Holz der Papayaceen zwar vorwiegend, nicht aber ausschliesslich aus Holzparenchym besteht, dass wir also die Wasserbewegung in diesem Holze nicht ohne weiteres mit der Wasserbewegung im Blattparenchym gleichzustellen brauchen.

Wenn möglich noch weniger glücklich als in der Kritik der herrschenden Anschauung ist Böhm in der eigenen Erklärung der Wasserbewegung in Wurzel- und Blattparenchymzellen gewesen. Wie oben erwähnt, lässt Böhm das Wasser nicht nur in den trachealen Elementen des Holzes, sondern auch in Wurzel- und Blattparenchym in Folge einer Saugung, welche durch Druckdifferenz bedingt ist, sich bewegen. Die Epidermiszellen entziehen durch eine solche Saugung das Wasser den Mesophyllzellen, diese den trachealen Elementen der Blattspurstränge, welche wieder durch eine ähnliche Saugung den weiteren Holzelementen das Wasser entziehen, und so bis auf die Wurzelzellen, welche, auch durch Saugung, das Wasser aus dem Boden schöpfen.

Es ist kaum zu glauben, dass eine solche Theorie, namentlich was die Bewegung des Wassers in lebendigen Zellen anbetrifft, von einem Botaniker, wie Böhm, aufgestellt werden konnte, da doch ihre Unhaltbarkeit klar auf der Hand liegt. Will man annehmen, dass die Epidermiszellen und die Mesophyllzellen durch Saugung in Folge der Druckdifferenz den trachealen Elementen Wasser entziehen, so ist einleuchtend, dass man in diesen Zellen einen geringeren Druck als in den Holzelementen voraussetzen muss. In den trachealen Elementen des Holzes herrscht aber bekanntlich ein ziemlich bedeutender negativer Druck, folglich muss in den Epidermis und Mesophyllzellen ein noch stärkerer negativer Druck obwalten.

Ein negativer Druck in Epidermis- und Mesophyllzellen, wie ist denn das möglich? Die Botaniker haben ja bisher über einen Turgor, also über einen positiven Druck in den lebendigen Zellen geredet. Diesen Turgor nimmt also Böhm nicht an, im Gegentheil, in allen Zellen des Blattes, auch während des Wachstums (da ja auch dann das Blatt transpiriert und also Wasser aufsaugt), herrscht nach ihm ein negativer Turgor, und nicht nur die Zellwände sind durch den

Turgor nicht gedehnt, sondern sie knicken unter dem atmosphärischen Ueberdruck nur deshalb nicht ein, weil sie stark elastisch sind. Auch in den Wurzelparenchymzellen und in Wurzelhaaren ist kein positiver, sondern ein negativer Turgor anzunehmen. Böhm wird ja zugeben, dass seine Theorie der Wasserbewegung, auf lebendige Zellen angewendet, mit unseren elementaren Kenntnissen über den Bau der Zelle und die Eigenschaften des Protoplasmas und des Zellsaftes im schroffsten Widerspruch steht.

Jetzt kehren wir uns zum zweiten Theile der Böhm'schen Theorie, nämlich zur Erklärung, wie das Wasser in den trachealen Elementen des Holzes steigen kann. Hier steht die Sache nicht so schlimm, wie mit dem ersten Theile der Böhm'schen Theorie. In Anwendung auf die Bewegung des Wassers im Holze kann sich diese Theorie auf zahlreiche festgestellte Thatsachen berufen. Der negative Druck, welcher unter normalen Bedingungen in den lebendigen Zellen niemals vorkommt, ist hier mit Sicherheit constatirt. Zerschneidet man einen transpirirenden Spross unter Quecksilber, so steigt bekanntlich dasselbe in die Gefässe oft bis zu einer ansehnlichen Höhe, zum Beweis, dass eine Saugung hier in der That besteht; ist diese Saugung im Stande, Quecksilber mehrere Centimeter hoch steigen zu lassen, so wird sie um so mehr hinreichen können, um das Wasser zu einer beträchtlichen Höhe emporzuheben. Wird also das Wasser durch osmotische Kräfte aus dem Boden aufgenommen und in die Gefässe und Tracheiden der Wurzeln hineingepresst, so ist schon ohne grosse Mühe, wenn es sich um eine nicht zu grosse Höhe handelt, nach der Böhm'schen Theorie das Steigen des Wassers bis zu den transpirirenden Organen zu erklären. Wenn in einer dampfgesättigten Atmosphäre das durch die Wurzeln aufgenommene Wasser, bis zu den Blättern gelangend, in Form von Wassertropfen nach aussen hinausgepresst wird, so wird es um so leichter in den Gefässen steigen, wenn in denselben durch Transpiration ein theilweises Vacuum entsteht.

Bei der Erklärung der Wasserbewegung in Kräutern und Sträuchern von geringer Höhe stösst also die Böhm'sche Theorie auf keine Schwierigkeiten; anders gestaltet sich aber die Sache, wenn wir die Wasserbewegung in Bäumen von 50 Meter und mehr Höhe durch die Böhm'sche Theorie erklären wollen.



Bei einigem Nachdenken muss Jedermann zugeben, dass die Anhänger der Imbibitionstheorie vollkommen Recht haben, zu behaupten, dass die Böhm'sche Luftdrucktheorie nicht im Stande ist, das Steigen des Wassers bis zu einer 10 Meter übersteigenden Höhe zu erklären. Was sagt aber Böhm gegen diesen Einwand?

„Es ist einleuchtend,“ sagt er, „dass die Pflanzen, wenn sie aus neben einanderliegenden Zellen von ihrer (den Pflanzen) eigenen Länge aufgebaut wären, selbst unter den günstigsten Verhältnissen nie höher werden könnten, als eine Wassersäule, welche der Atmosphäre das Gleichgewicht hält. Dass Pflanzen nun factisch viel höher werden können, wird dadurch möglich, dass dieselben aus vielen kleinen, übereinander gelagerten und geschlossenen Zellen bestehen, indem so das Wasser von Zelle zu Zelle emporgepumpt wird<sup>1)</sup>.“ Böhm vergisst aber, dass, wenn die Zellwände, durch welche das Holz gekammert ist, dem von oben nach unten auf sie drückenden Wasser einen Widerstand leisten, sie einen ganz gleichen Widerstand dem Wasser leisten, welches von unten nach oben zu steigen strebt, und zur Ueberwindung dieses Widerstandes muss auch eine entsprechende Kraft in Anspruch genommen werden. An einer anderen Stelle sagt Böhm: „Die Schwere (Filtrationsdruck) der in den übereinander liegenden Zellen enthaltenen Flüssigkeitssäule wird theils durch Querwände, insbesondere aber durch Reibungswiderstände vollständig aufgehoben, welche selbst in capillaren mit alternirenden Wassertropfen und Luftbläschen gefüllten Röhren ausserordentlich gross sind.“ Aber auch hier ist zu bemerken, dass dieselben Widerstände, welche dem Wasser nach unten abzufließen nicht gestatten, seine Bewegung nach oben auch hemmen müssen.

Sollte aber Böhm die Richtigkeit dieses ihm so oft gemachten Einwandes nicht zugeben, so hoffe ich, dass er durch folgende Ueberlegungen sich überzeugen lassen wird.

In seiner Abhandlung „Ueber die Ursachen der Wasserbewegung und der geringen Lufttension in transpirirenden Pflanzen“ (Bot. Zeit. 1881, S. 899) giebt Böhm eine schematische Figur, auf welcher er seine Ansicht über die Wasserbewegung in den Pflanzen erläutert.

1) Böhm, Landwirthschaftliche Versuchsstationen, XX, S. 364.

*E* soll in dieser Figur Epidermis, *M* Mesophyllzellen, *W* und *H* lebendige Zellen der Wurzel darstellen. Verliert die Zelle *E* Wasser durch Transpiration, so wird sie dadurch der Zelle *M* gegenüber zur Saugpumpe und entzieht derselben Wasser. Die Zelle *M* saugt ihrerseits das Wasser aus der Tracheide *I* und aus dem Gefässe, diese saugen das Wasser aus den weiter nach unten liegenden Tracheiden u. s. w. Auf diese Weise soll in Folge der Transpiration bei *E* eine Saugwirkung in dem ganzen System eingeleitet werden.

Dass von einer Bewegung nach diesem Schema in den lebendigen Zellen des Wurzel- und Blattparenchyms nicht die Rede sein kann, haben wir schon oben gezeigt, dass aber auch in den lauter Luft und Wasser enthaltenden Tracheiden und Gefässen das Wasser nach diesem Schema höher als circa 10 Meter nicht steigen kann, ist leicht zu beweisen. Denken wir uns, dass das nach dem Schema von Böhm construirte System 11 Meter hoch ist. Die Bedingungen der Wasserbewegung werden nach diesem Schema nicht ungünstiger, wenn wir uns anstatt der Zellen *W* und *H* ein Wasserreservoir, in welchem das Wasser unter dem atmosphärischen Drucke steht, denken. Auch dadurch kann die Wasserbewegung nicht gestört werden, wenn wir, anstatt die Zellen *E* und *W* einfach transpiriren zu lassen, in denselben ein Vacuum auf anderem Wege herstellen. Dies zugestanden, denken wir uns, dass wir die Zelle *M* mit Wasser gefüllt haben und dass wir zu dieser Zelle eine 11 Meter lange mit Wasser gefüllte Glasröhre luftdicht eingepasst und das Ende derselben in das Wasser des Reservoirs bei *W* eingetaucht haben. Was muss nun geschehen? Das Wasser aus der Zelle *M* und aus dem oberen Theile der Röhre wird in das Reservoir *W* abfließen und nur eine circa 10 Meter hohe Wassersäule wird in der Röhre durch den atmosphärischen Druck gehalten. In dem oberen Theil der Röhre und in der Zelle *E* wird sich ein Vacuum bilden. Unter diesen Bedingungen soll der Theorie Böhm's zufolge das Wasser aus dem Reservoir *W* in das System bis zur Zelle *M* steigen. In die Zelle *M* angelangt, wird das Wasser durch die in diese Zelle eingepasste Röhre nach dem Reservoir *W* abfließen, um dann wieder in das System zu steigen u. s. w. Wir haben also in diesem System der Theorie Böhm's zufolge ein wirkliches Perpetuum mobile vor uns. Ob die Gefässe und Tracheiden mit Querwänden gefächert



sind oder nicht, ob sie vollkommen elastische oder ganz starre, einfach oder gehöft betüpfelte Wände besitzen, ob sie im Innern nur Wasser oder auch Luftblasen enthalten, ob zwischen ihnen Inter-cellularräume vorhanden sind oder nicht<sup>1)</sup>, das alles kann die End-conclusion, zu welcher die Böhm'sche Theorie führt, nicht im mindesten ändern. Diese Conclusion (Perpetuum mobile) steht, wie wir gesehen haben, mit dem Gesetze der Erhaltung der Energie im Widerspruche, folglich kann die Böhm'sche Theorie in Bezug auf Bäume, welche höher als 10 Meter sind, nicht richtig sein. Thatsächlich könnte das Wasser in Folge der durch Transpiration bewirkten Saugung auch bis zu einer Höhe von 10 Meter nicht gelangen, denn: 1. selbst in den noch so hoch liegenden Tracheiden und Gefäßen ist der Druck  $> 0$ ; 2. in den Tracheiden und Gefäßen, welche in dem Niveau des Bodens liegen, ist der innere Druck während einer starken Transpiration geringer als der atmosphärische Druck; 3. ein Theil der saugenden Kraft muss für das Ueberwinden des Filtrationswiderstandes der Zellmembranen verbraucht werden.

Nach allen diesen Erwägungen sehen wir, dass die Böhm'sche Theorie uns sehr gut das Saftsteigen in den Holzelementen der niedrigen Pflanzen erklären kann, dass sie aber nicht im Stande ist, die Frage, wie das Wasser in den Pflanzen, welche ansehnlichere Höhe erreichen, bis zu den Gipfeln gelangen kann, zu beantworten. Auch darf die Böhm'sche Theorie nur auf die Wasserbewegung in leblosen Elementen des Holzes, aber keineswegs auf lebendige Zellen des Parenchyms angewendet werden.

Der Böhm'schen Theorie sehr nahe steht die von Robert Hartig in seinen drei Abhandlungen<sup>2)</sup> entwickelte Theorie.

1) Russow sagt: „Da Sachs das Inter-cellularsystem des Holzes und dessen Zusammenhang mit der Atmosphäre nicht kannte, so war sein Einwand, dass in Folge des Luftdruckes das Wasser nicht höher als circa 10 Meter steigen konnte, nicht unberechtigt.“ Bot. Centralbl. XIII, S. 107.

2) 1. „Ueber die Vertheilung der organischen Substanz des Wassers und Luftraumes in den Bäumen und über die Ursache der Wasserbewegung in transpirirenden Pflanzen.“ Untersuchungen aus dem forstbotanischen Institut zu München. II. Berlin 1882. — 2. „Zur Lehre von der Wasserbewegung in transpirirenden Pflanzen.“ Unters. aus dem forstbot. Institut in München. III. Berlin 1883. — 3. „Die Gasdrucktheorie und die Sachs'sche Imbibitionstheorie.“ Berlin 1883.



In der ersten Arbeit hat Hartig die Vertheilung der organischen Substanz des Wassers und des Luftraumes im Holze an verschiedenen Höhen der Bäume und zu verschiedenen Jahreszeiten untersucht. Die Methode, welcher sich Hartig bei diesen Untersuchungen bediente, war die, welche zuerst von Sachs in der bekannten Arbeit über Porosität des Holzes angegeben wurde. Obgleich diese Methode nicht ganz genau ist, da, wie ich anderswo zeigen werde, die Wassercapazität der Holzzellwände durch diese Methode oft zu klein gefunden wird, so ist doch diese Ungenauigkeit nicht gross genug, um die Hauptresultate der Hartig'schen Arbeit wesentlich zu alteriren. Diese Hauptresultate sind aber:

1. Dass der leitende Holzkörper aller untersuchten Bäume zu jeder Tageszeit in allen seinen Theilen ausser Imbibitionswasser sehr reichliche Wassermengen im flüssigen Zustande enthält.
2. Dass der Splintkörper mehrerer Baumarten nach oben wasserreicher wird.
3. Dass mit jeder Abnahme des Wassergehaltes im Baume der Luftraum in der Krone sich mehr vergrössert als im Schaft und zumal am unteren Theile derselben, dass also der Luftdruck in den Holzelementen nach oben geringer wird.

Ebenso wichtig für die Theorie der Wasserbewegung in den Bäumen ist die zweite Abhandlung Hartig's. Hier fand unser Verfasser nicht nur, dass an verschiedenen Höhen eines Baumes Druckdifferenzen in der Holzluft bestehen, sondern, was wichtiger ist, dass diese Differenzen eine nothwendige Bedingung der Wasserbewegung ausmachen.

Es handelte sich zunächst in dieser zweiten Arbeit Hartig's um die Feststellung der Frage, in welchen Theilen des Holzes das Wasser aufwärts wandert, ob in dem ganzen Holzkörper oder nur in den äusseren Jahresringen, etwa nur im Splinte. Um dieser Frage näher zu treten, schnitt Hartig die Stämme verschiedener Bäume bei einer Höhe von 1,3—1,5 m mit einer Säge ringsherum bis auf eine gewisse Tiefe ein, so dass nur die inneren Holzringe etwa das Kernholz für Wasserleitung übrig blieb, der Splint aber durchschnitten wurde. Dieser Versuch hat bei verschiedenen Baumarten verschiedene Resultate geliefert: während bei den Birken und

bei den Rothbuchen auch nach einem Monat das Laub vollkommen frisch blieb, zeigte die Eiche schon nach 7 Tagen ein völlig vertrocknetes Laub. Die Fichte mit durchschnittenem Splinte zeigte 31 Tage nach dem Einschneiden die letzten Triebe auffallend welk, die jungen unreifen Zapfen vertrocknet, 71 Tage nach dem Einschneiden waren die Knospen in der oberen Hälfte der Baumkrone völlig vertrocknet und die Rinde des Gipfels bis  $3\frac{1}{2}$  m abwärts war braun und trocken.

Die Untersuchung der Wasservertheilung in diesen Bäumen ergab folgende Resultate.

Bei der Eiche verschwand das flüssige Wasser aus dem Splinte der oberen Hälfte des Baumes vollständig, der Splint erhielt hier nur eine der Wassercapazität der Zellwände entsprechende Wassermenge.

Anders bei der Fichte; hier, trotzdem dass die oberen Triebe zu welken anfangen, enthielten die Tracheiden 31 Tage nach dem Einschneiden folgende Wassermengen:

In der Höhe von 1,5 m unmittelbar unter dem Einschnitte 87,6 pCt. ihres inneren Volumens.

In der Höhe von 2,6 m, also 1,1 m über dem Einschnitte 68,7 pCt. ihres inneren Volumens.

In der Höhe von 16,6 m, also 15 m über dem Einschnitte 64,2 pCt. ihres inneren Volumens.

In der Höhe von 25,7 m, also 24,1 m über dem Einschnitte 74,6 pCt. ihres inneren Volumens.

In der Höhe von 31,0 m, also 29,4 m über dem Einschnitte 74,9 pCt. ihres inneren Volumens.

Aus diesen Zahlen sehen wir, dass das Welken der jungen Triebe zu einer Zeit begann, als die Splintracheiden der höheren Baumregionen noch über 70 pCt. des inneren Volumens an Wasser enthielten. Offenbar ist also nicht der Mangel an Wasser im Holze, sondern der Mangel an Bedingungen, welche für das Aufwärtssteigen des Wassers nothwendig sind, die Ursache des Welkens der jungen Triebe gewesen. Diese Bedingungen sind nach Hartig in den Druckdifferenzen innerhalb der übereinander liegenden Tracheiden gegeben. Das Holz der Eiche enthält bekanntlich weite Gefässe, die atmosphärische Luft konnte also in diese Gefässe an

der Einschnittsstelle gelangen und in dem tiefer liegenden Splinte einen Ueberdruck, welcher die Wasserbewegung gegen die Laubkrone gestattete, bewirken. In Folge dessen ist aus den Lumina der Splintelemente der höheren Regionen der eingeschnittenen Eiche das Wasser vollständig verschwunden.

Anders bei der Fichte. Hier sind bekanntlich keine Gefäße im Splinte vorhanden, die atmosphärische Luft konnte also hier nur in die durch den Schnitt geöffneten Tracheiden, nicht aber in die unverletzten Tracheiden eintreten, sie konnte also keine ansehnlichere Drucksteigerung in den über dem Einschnitte liegenden Splintracheiden bewirken, und da auch der Wasserzutritt durch den Einschnitt unterbrochen wurde, so musste nach einiger Zeit in Folge der Transpiration eine annähernde Ausgleichung des Luftdruckes in den Tracheiden des ganzen oberhalb des Einschnittes liegenden Baumtheiles eintreten. In Folge dieser Druckausgleichung konnte das Wasser, trotzdem es noch reichlich in den Tracheiden vorhanden war, nicht nach oben steigen, und die jungen Triebe fingen an zu welken.

Hartig berechnet, dass 31 Tage nach dem Einschneiden, zur Zeit, wo die Triebe zu welken anfangen, der Luftdruck in den Tracheiden des Splintes betrug:

In der Höhe von 2,6 m	0,385	des Atmosphärendruckes.
- - - - 16,6	0,200	- - -
- - - - 25,7	0,180	- - -
- - - - 31,0	0,167	- - -

Bei der Fichte, welche 72 Tage nach dem Einschneiden, als das Welken schon bedeutende Fortschritte gemacht hatte, gefällt wurde, zeigte die Untersuchung:

In der Höhe.	Wasser in pCt. der Lumina der Splintracheiden.	Luftdruck innerhalb der Tracheiden, wenn der atmo- sphärische Druck = 1 gesetzt wird.
2,6 m	39,5	0,200
4,6 -	43,7	0,200
10,8 -	50,2	0,189
17,0 -	53,1	0,151
23,2 -	68,5	0,190



Hier ist der Luftdruck in den verschieden hoch liegenden Tracheiden nahezu ausgeglichen worden, und in dieser Druckausgleichung ist ohne jeden Zweifel der Grund zu suchen, weshalb, trotzdem dass die Tracheiden des Splintes noch so reichlich flüssiges Wasser enthielten, dasselbe, wie aus dem Welken der Sprossen zu schliessen ist, nicht mehr nach oben steigen konnte.

Aus dem Dargestellten ist zu ersehen, dass Hartig zwei für die Theorie der Wasserbewegung höchst wichtige Thatsachen festgestellt hat:

1. Dass während der durch Transpiration bewirkten Wasserbewegung der Luftdruck in den Holzelementen des Baumes nach oben abnimmt.
2. Dass diese Luftdruckdifferenzen in verschieden hoch liegenden Holzelementen eine nothwendige Bedingung der Wasserbewegung ausmachen: so dass, sobald sie ausgeglichen werden, die Wasserbewegung, ungeachtet dass in den Lumina der Holzelemente noch eine bedeutende Wassermenge vorhanden ist, still steht.

Da diese beiden Thatsachen von Böhm aus seiner Theorie als Forderungen derselben abgeleitet worden waren, so musste ihre experimentale Bestätigung der Theorie selbst sehr willkommen sein, und schien derselben eine kräftige Stütze geliefert zu haben. Auch hat Hartig die Theorie Böhm's mit geringen Modificationen angenommen und weiter entwickelt. Im Gegensatz zu Böhm unterscheidet Hartig genau und mit nöthigem Nachdrucke die Ursachen der Wasseraufnahme aus dem Boden von den Ursachen seiner Bewegung im Holze, und nur die letzte Erscheinung sucht er durch die Gasdruckdifferenzen in verschiedenen Höhen des Holzes zu erklären, während er die erstere mit sonstigen Botanikern als einen durch osmotische Wirkungen der Epidermis und Parenchymzellen der Wurzel bedingten Process auffasst. Dass die Böhm'sche Theorie der Wasseraufnahme mit den einfachsten physiologischen und anatomischen Thatsachen unvereinbar ist, hat Hartig nicht bemerkt, doch weist er diese Theorie namentlich aus diesem Grunde zurück, weil er sich überzeugt hat, dass die Wasseraufnahme aus dem Boden, wie das übrigens schon längst bekannt ist, im hohen Grade von der Bodentemperatur beeinflusst wird. Für diese Beeinflussung

wäre kein Grund vorhanden, wenn die Wasseraufnahme nicht durch Osmose, sondern durch eine durch Druckdifferenzen hervorgerufene Saugung bewirkt werde.

Auch die Wasserbewegung in lebendigen Mesophyll- und Oberhautzellen des Blattes erklärt Hartig nicht, wie Böhm, durch Druckdifferenzen, sondern wie die anderen Botaniker durch die Wirkung der osmotischen Kräfte.

Endlich auch bezüglich der Wasserbewegung im Holze ist die Hartig'sche Erklärungsweise mit der Böhm'schen nicht ganz identisch. Wie wir gesehen haben, giebt Böhm die durch Transpiration entstandenen Druckdifferenzen in den übereinanderliegenden Holzelementen als alleinige Ursache der Wasserbewegung im Holze an. Nach Hartig bewirken diese Druckdifferenzen nur den Uebergang des Wassers durch die Tüpfelwand von einem Holzelement in das andere, die Hebung des Wassers innerhalb eines jeden Elementes bewirken aber nicht die Druckdifferenzen, sondern die Kapillarkräfte.

Da die Auseinandersetzungen Hartig's von ziemlich subtiler Natur sind, so will ich, bevor ich zu ihrer Kritik schreite, sie mit Hartig's eigenen Worten wiedergeben:

„Die Luft im Innern eines jeden Organes erscheint als eine rings vom Wasser umgebene Blase, welche auf das Wasser vermöge ihrer Spannkraft einen Druck ausübt, der nur dann wirkungslos bleibt, wenn in den Nachbarorganen die Luftblase denselben Gegen-  
druck ausübt. Die in der Mitte verdickte Schliesshaut der Tüpfel bildet alsdann einen undurchlässigen Verschluss des Organes, sie lässt das Wasser nicht aus dem einen Organ in das tieferstehende oder höherstehende abfliessen. Diese Thatsache müssen wir ausdrücklich constatiren; denn Jedermann weiss, dass das liquide Wasser, welches die Lumina der Zellen grösstentheils erfüllt, nicht nach unten abfließt, sondern im Holzkörper festgehalten wird, so lange die Luft im Innern der Organe nicht über die Tension der Atmosphäre hinaus verdichtet ist. Die bekanntlich von Th. Hartig zuerst constatirte Thatsache, dass eine geringe Schicht von Wasser, welches wir auf die obere Schnittfläche eines vollgesättigten Holzstückchens bringen, das sofortige Hervortreten einer gleichen Wassermenge am unteren Schnittende veranlasst, beweist ganz schlagend,

dass schon ein äusserst geringer einseitiger Druck im Stande ist, die Filtration des Wassers auf weite Strecken hin zu veranlassen.

Es genügt also anerkanntermaassen ein minimaler Ueberdruck von einer Seite, um, sich fortpflanzend, die Filtration einer grossen Wassermenge von Organ zu Organ zu bewirken. Wir können uns dies so erklären, dass die zarte Schliesshaut der Holztüpfel, sobald die Luft in einem Organe auch nur um ein Minimum an Dichtigkeit zunimmt und einen einseitigen Druck auf dieselbe ausübt, in einer Weise ausgedehnt wird, dass sie nunmehr filtrationsfähig wird. In dem Moment, in dem so viel Wassertheilchen hindurchgepresst sind, dass das Nachbarorgan wieder unter dem gleichen Druck steht, wie das erstere, so dass die Schliesshaut ihre elastische Ausspannung wieder verliert, hört auch die Filtrationsfähigkeit des zarten Randes der Schliesshaut wieder auf. Innerhalb einer jeden Tracheide ordnet sich das eingepresste Wasser sofort nach den in ihr herrschenden Capillarkräften an; mit anderen Worten: die Luftdruckdifferenz zweier Nachbarorgane braucht nur so viel Kraft zu entwickeln, um Wassertheilchen durch die Schliesshaut der einen Zelle in die Nachbarzelle zu drücken, die Hebung dieser Wassertheilchen innerhalb jeder Tracheide ist nicht ihre Aufgabe, sondern erfolgt durch die in ihr zur Geltung kommenden Molekularkräfte. Es ist nicht die Aufgabe der Spannkraft der Luft, das Wasser im Baume von Organ zu Organ zu heben, in welchem Falle dasselbe in der That nicht über 10 Meter emporkommen könnte, sondern ihre Aufgabe besteht darin, die Schliesshaut der Tüpfel filtrationsfähig zu machen und Wassertheilchen aus einer Zelle in die Nachbarzelle zu pressen. Ich möchte deshalb auch den Ausdruck Luftdrucktheorie durch Gasdrucktheorie ersetzen, da unwillkürlich mit jenem Ausdruck die Idee verknüpft ist, als solle der atmosphärische Luftdruck das Wasser emporheben, wie das allerdings von Böhm und anderen Vertretern der sogenannten Luftdrucktheorie angenommen wurde.“

So viel Hartig. Wenn ich nun zur Kritik dieser mit Hartig's eigenen Worten dargestellten Theorie trete, so muss ich vor Allem bemerken, dass mir diese ganze Theorie auf einer falschen Interpretation des vielfach von den Botanikern citirten Versuches von



Theodor Hartig zu fassen scheint. Aus der Thatsache, dass ein auf die obere Schnittfläche eines mit Wasser vollgesättigten Holzstückchens angebrachter Wassertropfen das sofortige Hervortreten eines Tropfens an der unteren Schnittfläche veranlasst, folgert Hartig, „dass schon ein äusserst geringer einseitiger Druck im Stande ist, die Filtration des Wassers auf weite Strecken hin zu veranlassen.“ Hartig stellt sich offenbar vor, dass der von ihm erwiesene Ueberdruck in den Holzelementen der unteren Theile eines lebendigen Baumes ähnlich wie der Wassertropfen im Versuche von Th. Hartig wirkt, und dass jener Ueberdruck ganz wie dieser Wassertropfen die Filtration des Wassers gegen die Baumkrone veranlasst.

Hartig scheint hier aber vergessen zu haben, dass eine Filtration des Wassers nach unten etwas ganz anderes, als eine Wasserhebung nach oben ist. Das Hervortreten eines Wassertropfens am unteren Schnittpunkte des Holzstückes im Versuche von Th. Hartig ist keineswegs eine Folge des geringen Druckes, welchen die auf der oberen Schnittfläche angebrachte Wasserschicht ausübt, sondern sie ist eine Folge der Druckwirkung der ganzen Wassersäule, welche im Holz enthalten ist. Wäre das in den Holzelementen enthaltene Wasser im Zustande eines wunderbaren Gleichgewichts, bei welchem ein minimaler Ueberdruck von einer Seite genügte, um die Filtration einer grossen Wassermenge auf weite Strecken hin zu veranlassen, so fragen wir, was müsste dann geschehen, wenn wir z. B. ein 1 m langes wasserreiches Tannenholzstück bis zu einer Höhe von 90 cm in Wasser tauchten. Auf die untere Schnittfläche dieses Holzstückes würde nun nicht etwa die Last eines Wassertropfens, sondern die Last einer Wassersäule von 90 cm Höhe drücken. Und wenn schon die Last eines Wassertropfens das Hervortreten des Wassers aus der anderen Schnittfläche bewirken sollte, so würde ein Druck von einer 90 cm hohen Wassersäule nothwendig einen stürmischen Wasseranfluss aus der oberen Schnittfläche bewirken. Wären also die Folgerungen, welche R. Hartig aus dem Versuche von Th. Hartig zieht, richtig, so würde es hinreichen, ein wasserreiches Holzstück in Wasser zu stellen, um ein Perpetuum mobile in Form einer ewigen Fontaine zu erhalten.

Wie das Resultat des Versuches von Th. Hartig zu verstehen ist, wollen wir jetzt etwas näher beleuchten.

Denken wir uns eine beliebige, etwa 1 m lange mit Wasser gefüllte und an seinen beiden Enden mit dünnen Membranen geschlossene Glasröhre; denken wir uns weiter, dass die Schliessmembranen dieser Röhre sehr leicht für Wasser, aber sehr schwer für Luft permeabel sind. Wenn wir diese Glasröhre vertical halten, so ist es klar, dass, trotzdem die untere Schliessmembran im hohen Grade für Wasser filtrationsfähig ist, das Wasser aus der Röhre nicht ausfliessen wird, weil die Luft durch die obere Membran nicht in die Röhre gelangen kann. Bringen wir nun aber auf diese obere Membran einen Tropfen Wasser, so wird derselbe durch die Last der Wassersäule in die Röhre eingesogen und aus dem unteren Ende der Röhre wird ein gleich grosser Tropfen hervortreten. Denken wir uns die Röhre im Innern durch Quermembranen in mehrere übereinander liegende Zellen gefächert, so wird die Sache, wenn die Quermembranen dieselben Eigenschaften wie die Schliessmembranen haben, sich nur insofern ändern, als die Kräfte, welche die Verschiebung der Wassersäule in der Röhre bedingen, den Filtrationswiderstand dieser sämtlichen Quermembranen zu überwinden haben werden.

Ein Stück Tannenholz im Experimente von Th. Hartig können wir uns als ein System capillarer Röhren denken, welche an sehr vielen Stellen mit Membranen von ganz solchen Eigenschaften, wie wir sie bei unserer Glasröhre vorausgesetzt haben, gefächert sind. Denn die übereinander liegenden Tracheiden sind an den Tüpfelstellen durch Membranen, welche sehr leicht für Wasser, aber sehr schwer für Luft permeabel sind, von einander getrennt. Aus einem solchen Holzstück kann selbstverständlich in Folge der Impermeabilität der Tüpfelmembranen für Luft das Wasser aus dem unteren Ende so lange nicht ausfliessen, bis durch die obere Schnittfläche eine entsprechende Wassermenge zugeführt wird; sobald dies aber geschieht, müssen wir aus der unteren Schnittfläche Wassertropfen hervortreten sehen.

Aber auch wenn die Tüpfel an den Tracheiden des Tannenholzes offen wären, könnte das Resultat des Experimentes von Th. Hartig nicht anders ausfallen, als es thatsächlich ausfällt.

Denn nach den Messungen von Sanio<sup>1)</sup> für *Pinus sylvestris* beträgt der innere Durchmesser der Tracheiden durchschnittlich ungefähr 0,015 Mm. Nehmen wir wegen der Vereinfachung der Rechnung an, dass das Lumen der Tracheiden cylindrisch ist und dass der Contactwinkel zwischen Wasser und Holzzellwand 180° beträgt, so werden wir nach der Gleichung:

$$h = \frac{2 K^2}{r} \cos b = \frac{15 \text{ mm}}{0,0075} 1 = 2000 \text{ Mm}$$

eine 2 Meter hohe Wassersäule für die capillare Kraft der Tracheiden erhalten. Denken wir uns nun ein mit Wasser vollgesättigtes 1 Meter langes Stück Tannenholzes in senkrechter Lage gehalten, so werden sich in den durchschnittenen Tracheiden, welche am oberen Ende des Holzstückes liegen, concave Menisken bilden, welche im Stande wären, einer 2 Meter hohen Wassersäule das Gleichgewicht zu halten; da wir aber nur ein 1 Meter langes Holzstück genommen haben, so ist es klar, dass das Wasser in den Tracheiden des Holzes durch die Wirkung dieser Menisken gehalten wird. Sobald wir aber einen Wassertropfen auf die obere Schnittfläche des Holzstückes bringen, werden die concaven Menisken in den durchschnittenen Tracheiden aufgehoben, ja sie werden durch einen leicht convexen Meniskus des Wassertropfens ersetzt; jetzt muss also das Wasser in den Tracheiden unter der Lastwirkung der ganzen 1 Meter hohen Wassersäule, welche noch durch den convexen Meniskus des Wassertropfens vergrößert wird, nach unten abfließen und das Hervortreten eines Wassertropfens aus dem unteren Querschnitte des Holzstückes bewirken. Sobald nun wieder das oben aufgebraachte Wasser aufgesogen wird und in den Tracheiden der oberen Schnittfläche concave Menisken sich wieder bilden, muss die weitere Filtration des Wassers nach unten aufhören. Drehen wir nun unser Holzstück um 180°, so dass das untere Ende, an welchem der Wassertropfen mit convexem Meniskus haftet, nach oben und das obere mit mehreren concaven Menisken nach unten kommt, so ist selbstverständlich, dass der jetzt nach oben gekehrte Wassertropfen aufgesogen und an dem jetzigen unteren Ende des Holzstückes ein gleicher Wassertropfen hervortreten wird.

1) Sanio, „Ueber die Grösse der Holzzellen bei der gemeinen Kiefer“, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. VIII, S. 401–420.



Fassen wir die Erklärung des Experimentes von Th. Hartig kurz zusammen, so sehen wir, dass, wenn wir aus einem 1 Meter langen wassergesättigten Stück des Tannenholzes bei senkrechter Stellung desselben kein Wasser abfliessen sehen, so ist das aus der Wirkung zweier Ursachen zu erklären:

1. Aus der Wirkung des atmosphärischen Druckes; denn sollte das Wasser aus den Tracheiden abfliessen, so müsste in den letzteren in Folge der Impermeabilität der Tüpfelwände für Luft ein Vacuum entstehen.
2. Aus der Wirkung der concaven Menisken in den durchschnittenen Tracheiden der oberen Schnittfläche.

Bringen wir nun auf die obere Schnittfläche des Holzstückes einen Wassertropfen, so muss eine Verschiebung der ganzen Wassersäule erfolgen, denn: 1. das Wasser dieses Tropfens tritt an die Stelle des abfliessenden Wassers in die Tracheiden ein, so dass ein Vacuum in den Tracheiden bei dem Abfliessen des Wassers sich nicht zu bilden braucht; 2. die concaven Wassermenisken in den oberen Tracheiden werden aufgehoben und durch einen leicht convexen Meniskus des Wassertropfens ersetzt.

Sobald aber der ganze Tropfen aufgesogen wird, muss das Abfliessen des Wassers aufhören, weil der atmosphärische Luftdruck und die in den Tracheiden wiedergebildeten Menisken diesen Abfluss verhindern.

Nehmen wir anstatt des Coniferenholzes ein Stück wassergesättigtes Laubholzes, wo neben Tracheiden auch Gefässe vorhanden sind, so können wir uns zwei Möglichkeiten denken:

1. Die Gefässe enthalten neben Wasser auch Luftblasen, so dass in ihnen sich eine Jamin'sche Kette bildet. Diesen Fall können wir so betrachten, als ob das Gefäss aus mehreren übereinander liegenden Tracheiden gebildet wäre, nur müssen wir uns denken, dass die Rolle der Querwände hier die Luftblasen übernehmen. Ist das Holz hinreichend mit Wasser gesättigt, so haben wir hier einen analogen Fall wie beim Tannenholze und die Ergebnisse des Th. Hartig'schen Versuches werden hier ganz ähnliche wie bei dem Tannenholze sein.

2. Die Gefässe sind vollständig mit Wasser gefüllt. In diesem Fall hemmt der atmosphärische Druck den Abfluss des Wassers

aus den Gefässen nicht, und das Hervortreten des Wassers aus dem unteren Ende des Holzstückes oder das Ausbleiben dieses Hervortretens wird nur durch das Verhältniss zwischen der Länge des zum Experimente benutzten Sprossstückes und dem Durchmesser des weitesten Gefässes bedingt. Ist die Länge des Sprossstückes

$> \frac{15 \text{ Mm}}{r}$ , wo  $r$  den Radius des weitesten Gefässes darstellt, so

wird das Wasser aus dem unteren Ende des Sprossstückes, auch ohne dass man auf die obere Schnittfläche Wasser bringt, hervortreten. Ist die Länge des Sprossstückes, welches man zum Experiment benutzt,

$< \frac{15 \text{ Mm}}{r}$ , so gestatten die Wassermenisken, welche sich in den

Gefässen bilden, das Abfliessen des Wassers aus den Gefässen nicht; dieses Abfliessen wird aber sofort eintreten, sobald man durch Aufbringung eines Wassertropfens auf die obere Schnittfläche die Menisken in den Gefässen vernichtet. Dass in gewissen Fällen das Wasser aus dem unteren Ende eines abgeschnittenen Sprosses sofort nach dem Abschneiden ausfliesst, hat schon im Jahre 1865 Sachs am Weinstocke und an einigen exotischen Schlingpflanzen beobachtet<sup>1)</sup>.

Wir haben uns bei der Erklärung des Experimentes von Th. Hartig etwas länger aufgehalten, weil dieses Experiment, ohne es eigentlich verdient zu haben, von den Pflanzenphysiologen vielfach citirt und zu weitläufigen Folgerungen benutzt wurde.

Meiner Meinung nach beweist dieses Experiment nur, dass die Summe der Filtrationswiderstände sämtlicher zu passirenden Tüpfelwände geringer ist, als der Druck einer der Länge des zum Experimente benutzten Sprossstückes gleich hohen Wassersäule.

Weiter folgt aus diesem Experimente, dass die Trennung der Tracheiden durch Tüpfelmembranen keineswegs die Continuität des Druckes der Wassersäule in den Tracheiden und Gefässen aufhebt.

Somit sehen wir, dass das Experiment von Th. Hartig nicht nur keine Stütze für die Theorien von Böhm und R. Hartig bilden kann, sondern dass es bei richtiger Interpretation sogar ihre Unzulässigkeit nachzuweisen im Stande ist.

1) Sachs, „Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen“. S. 212.

Mit der Erklärung des Versuches von Th. Hartig fällt der Hauptbeweis für die Richtigkeit der Hartig'schen Theorie hinweg, und schon aus diesem Grunde konnten wir diese Theorie als unbegründet betrachten; doch wollen wir sie noch etwas näher zu beleuchten versuchen.

Um seine Theorie zu veranschaulichen, giebt auch Hartig ein Schema, welches mit dem Böhm'schen nicht viel differirt. Als Substrat für unsere Kritik wollen wir das Schema, welches Hartig auf der Seite 7 seiner neuesten Publikation<sup>1)</sup> gegeben hat, nehmen. Die Zellen unten bei *a* in der Hartig'schen Figur stellen die Wurzelparenchymzellen dar. Diese Zellen pressen das aus dem Boden aufgenommene Wasser in das Schraubengefäß hinein. Von diesem Schraubengefäße gelangt dann das Wasser weiter in die Tracheiden. Die Zellen bei *c* sollen die transpirirenden Mesophyllzellen des Blattes darstellen. Nachdem diese Zellen eine gewisse Menge Wasser durch Transpiration verloren haben, fangen sie an, durch osmotische Saugung dem angrenzenden Gefäße und mittelbar den weiter nach unten liegenden Tracheiden das Wasser zu entziehen. Auf diese Weise wird die Luft in Folge der Transpiration in den oberen Tracheiden mehr als in den unteren verdünnt. Diese Verdünnung — oder anders Druckunterschied — bewirkt eine Filtration des Wassers durch Tüpfelwände aus einer Tracheide in die andere. Das Steigen des Wassers innerhalb einer jeden Tracheide wird Hartig's Meinung nach nicht mehr durch Druckunterschied, sondern durch Capillarität bewirkt. Wie aber diese Capillarität wirken soll, ist schwer einzusehen. In seinem Schema bildet Hartig in der Mitte einer jeden Tracheide eine Luftblase ab, welche durch zwei einander entgegengesetzte, also auch entgegenwirkende Wassermenisken begrenzt ist. Wie diese sich in der Wirkung gegenseitig aufhebenden Menisken das Steigen des Wassers bewirken sollen, ist mir unverständlich. Mir scheint, dass, wenn die Druckdifferenzen gerade nur hinreichen, um die Tüpfelmembranen filtrationsfähig zu machen, so könnte das Wasser in Folge der Capillarität im Coniferenholze nicht höher als (entsprechend dem Durchmesser der Tracheiden, welcher 0,015 Mm beträgt) bis zu 2 Meter sich erheben. Aber auch ange-

1) Gasdrucktheorie und die Sachs'sche Imbibitionstheorie. Berlin 1883.



nommen, dass die als Druckdifferenzen sich äussernde Energie, ohne sich auf Ueberwindung des Filtrationswiderstandes der Tüpfelmembranen zu verbrauchen, mit der Capillarkraft der Tracheiden zusammengenommen sich vollständig zur Hebung des Wassers im Holzkörper verwendet, könnte diese Hebung, falls die zur Wirkung gelangende Druckdifferenz eine ganze Atmosphäre betrüge, eine Höhe von  $10 + 2 = 12$  Meter nicht übersteigen. Somit kann die saugende Wirkung der Transpiration auch sammt den Capillarkräften in den Tracheiden keineswegs hinreichen, um das Wasser bis zur Laubkrone hoher Bäume emporzuheben.

Aber vielleicht haben wir in unseren Auseinandersetzungen irgend einen Fehler begangen, vielleicht haben wir die Gedanken Hartig's nicht richtig verstanden; um also jeden Zweifel über die Berechtigung unserer Kritik zu beseitigen, versuchen wir der Hartig'schen Theorie gegenüber dieselbe Methode der Kritik anzuwenden, welche uns bereits über die Unzulässigkeit der Böhm'schen Theorie überzeugt hat. Denken wir uns ein 13 Meter hohes System, welches nach dem Hartig'schen Schema gebaut ist. Denken wir uns, dass der untere Theil dieses Systems, anstatt mit den Wurzelparenchymzellen bei *a* umgeben zu sein, in ein Wasserreservoir taucht. Das Wasser in diesem Reservoir möge unter dem gewöhnlichen atmosphärischen Druck stehen. Denken wir uns weiter, dass der obere Theil des Systems anstatt bei *c* mit transpirirenden Mesophyllzellen umgeben zu sein, in einem luftdicht geschlossenen mit Wasser gefüllten Cylinder steckt und dass im Boden dieses Cylinders eine 13 Meter lange Glasröhre befestigt ist, deren Ende in das Wasser des Reservoirs bei *a* taucht.

Bei einer solchen Einrichtung ist es klar, dass das Wasser aus dem Cylinder bei *c* durch die in ihm befestigte Glasröhre in das Reservoir bei *a* abfliessen wird und nur bei einer Höhe von 10 Meter + *h* wird es sich in der Röhre halten (*h* bedeutet die capillare Steighöhe der Röhre). Im Cylinder bei *c* und in dem obersten Theile der Glasröhre wird sich ein Vacuum bilden. Unter diesen Bedingungen wird sich in dem Hartig'schen System nichts zum Nachtheil des Wassersteigens ändern. Die Capillarität der Tracheiden ist dieselbe wie früher geblieben, die Druckdifferenz zwischen dem unteren und oberen Theile des Systems beträgt eine

ganze Atmosphäre, die Wasserbewegung müsste also der Hartig'schen Theorie zufolge vor sich gehen. Da aber das aus dem Gefässe bei *c* in den Cylinder austretende Wasser durch die Röhre in das Reservoir bei *a* abfliessen muss, um dann wieder in das System zu steigen, so hätten wir wieder ein Perpetuum mobile vor uns.

Es unterliegt also keinem Zweifel, dass, sobald man die Hartig'sche Theorie für die Erklärung der Wasserbewegung in hohen Bäumen anwenden will, man mit dem Gesetze der Erhaltung der Energie in unvermeidlichen Widerspruch gelangt, folglich kann diese Theorie für diese Fälle nicht richtig sein.

---

## II.

Aus der kritischen Sichtung der bisherigen Theorien der Wasserbewegung sehen wir, dass weder die Sachs'sche Imbibitionstheorie, noch die Böhm'sche Luftdrucktheorie, noch die Hartig'sche Gasdrucktheorie im Stande ist, das Wassersteigen in irgend einem hohen Baume zu erklären.

Auf das Gesetz der Erhaltung der Energie gestützt, können wir sogar ganz bestimmt voraussagen, dass jede Theorie, welche ausser dem Wurzeldruck, der Transpirationssaugung und der Capillarität der Holzelemente keine anderen Kräfte für die Erklärung der Wasserbewegung in den Bäumen voraussetzt, verfehlt sein muss. Denn da der Wurzeldruck während einer starken Transpiration oft sogar negativ ist, da die Transpiration höchstens eine Saugung von weniger als 1 Atmosphäre bewirken kann, da die Capillarität dem Durchmesser der Gefässe und Tracheiden entsprechend höchstens 2 oder 3 Meter hoch Wasser heben kann, so reichen diese sämtlichen Kräfte, um das Wasser bis zur Baumkrone hoher Bäume emporzuheben, nicht hin. Daraus ist aber der weitere Schluss zu ziehen, dass, wenn das Holz der Bäume aus lauter toten Elementen, d. h. nur aus Gefässen und Tracheiden bestände und wenn mit der Transpirationssaugung kein positiver Wurzeldruck mitwirkte, so

könnten die Bäume höchstens eine Höhe von circa 10—12 Meter erreichen. Wenn factisch viele Bäume über 50 Meter hoch sind, so ist das nur dadurch möglich, dass ihr Holzgewebe nicht nur aus todtten Elementen, sondern auch aus lebendigen, Protoplasma enthaltenden Zellen besteht.

Ich zweifle nicht im geringsten, dass die Markstrahlzellen, das Holzparenchym und sonstige Protoplasma enthaltende zellige Elemente des Holzes nicht nur dazu bestimmt sind, um den während der Vegetationsperiode gebildeten Ueberschuss an organischer Substanz für die nächste Vegetationsperiode zu überwintern, sondern dass ihre Hauptaufgabe in der Lieferung der für das Auftreiben des Wassers nöthigen Kräfte besteht.

Es giebt ja keinen einzigen Versuch in der Literatur, welcher die Betheiligung der Markstrahlzellen und des Holzparenchyms bei der Wasserbewegung ausschliesse. Der Ringschnittversuch, welcher den Hauptbeweis für den Satz, dass das Wasser sich im Holzkörper bewegt, bildet, entscheidet ja über den Antheil der einzelnen Elemente der Holzgewebe bei der Wasserbewegung gar nichts, und kein Phytotom wäre im Stande, einen Baum zu nennen, dessen Holzkörper ausschliesslich aus Gefässen und Tracheiden bestände und bei welchem man sowohl die Markstrahlen wie das Holzparenchym im Holzgewebe vermisste. Somit sind wir vollkommen berechtigt, sobald es nöthig erscheint, den Markstrahlen und den anderen zelligen Elementen des Holzes bei der Wasserbewegung auch eine gewisse Rolle zuzuschreiben.

Dass die Annahme einer Mitwirkung der Markstrahlen und des Holzparenchyms bei der Wasserbewegung eine logische Nothwendigkeit ist, haben wir schon gesehen; es bleibt also nur zu entscheiden, wie wir uns diese Mitwirkung denken sollen.

Im Allgemeinen stellen wir uns diese Wirkung so vor, dass die Markstrahlzellen auf osmotischem Wege das Wasser aus den Gefässen und Tracheiden aufnehmen und indem sie es wieder ausstossen, pressen sie es in die höher liegenden Gefässe und Tracheiden hinein, wo es wieder durch andere Markstrahl- und Holzparenchymzellen aufgenommen und dann weiter gepresst wird, und so immer höher, bis zu den transpirirenden Blättern. Auf diese Weise können wir die Markstrahl- und Parenchymzellen als Saugdruckpumpen be-



trachten, welche das Wasser in den Tracheiden und Gefässen bis zu den Baumgipfeln aufwärts treiben.

Ich will nicht im mindesten bestreiten, dass, sobald wir uns bei dieser Vorstellungsweise mehr in Einzelheiten hineinzudenken versuchen, wir auf nicht unbedeutende Schwierigkeiten stossen, die aber denen, mit welchen wir auch bei der Erklärung des Wurzeldruckes zu kämpfen haben, ganz ähnlich sind. Möge man sich, wie man will, die Vorgänge bei den Erscheinungen des Wurzeldruckes denken, so unterliegt doch keinem Zweifel, dass das von den Wurzelhaaren und Wurzelepidermiszellen aufgenommene Wasser, nachdem es durch die Rindenparenchymzellen durchgegangen ist, von diesen in die Gefässe und Tracheiden des centralen Cylinders hineingepresst wird, und dass dieses Hineinpressen oft mit einer Kraft erfolgt, welche einen bedeutenden Widerstand zu überwinden vermag. Bekanntlich sind es die jungen noch mit Haare bedeckten Wurzeltheile, welche vorwiegend, wenn nicht ausschliesslich, das Wasser direct aus dem Boden aufnehmen; die älteren Theile leiten das von den jüngeren aufgenommene Wasser in der Richtung des Stengels hin. Dem ungeachtet haben schon viele Botaniker die Meinung ausgesprochen, dass nicht nur ganz junge Wurzeltheile, sondern auch die älteren bei der Entwicklung des Wurzeldruckes activ theiligt sind.

Schon Hofmeister nimmt die Betheiligung der Markstrahlen an der Entstehung des Wurzeldruckes an. Er sagt nämlich: „Der von den saugenden Theilen der Wurzel aufwärts getriebene Saft trifft überall im Holzkörper auf Gewebe (Markstrahlen), denen ähnlich, welche sein Aufsteigen einleiten und deren Berührung unmittelbar seine Spannung steigern muss.“ Und an einem anderen Orte: „Stark thränende Pflanzen sind vorzugsweise reich an Inhaltsstoffen von Zellen des Holzkörpers<sup>1)</sup>.“

Russow<sup>2)</sup> schliesst aus den an den Markstrahl- und Holzparenchymzellen einseitig ausgebildeten Hoftüpfeln, dass der Wurzeldruck nicht in dem Rindenparenchym, sondern in dem Holzparenchym entsteht.

1) Citirt von C. Kraus: Forschungen für Agriculturphysik, Bd. V, S. 445.

2) Russow, Bot. Centralbl., Bd. XIII, S. 144.

Carl Kraus sucht in einer umfangreichen Arbeit über Wurzel-  
druck durch mehrere Versuche zu beweisen, dass nicht nur die  
jüngsten, sondern auch die älteren Wurzeltheile bei der Entwick-  
lung des Wurzeldruckes betheiligt sind. Dieser Forscher steckte  
z. B. ältere Wurzelstücke von Asparagus, Iris, Helianthus, nachdem  
von ihnen die jungen Theile und sämtliche Nebenwurzeln entfernt  
waren, in feuchten Sand und sah nach einiger Zeit Wassertropfen  
aus dem Querschnitt der Wurzel hervortreten. Wenn also in den  
älteren das Wasser kaum aufnehmenden, sondern nur leitenden  
Wurzeltheilen ein Druck entwickelt wird, so ist kein Grund vor-  
handen, die Entstehung eines solchen Druckes in dem Holz des  
Stammes zu bestreiten.

Wenn schon ältere Botaniker, wie Hofmeister, den Mark-  
strahlen der Wurzeln eine gewisse Rolle bei der Entstehung des  
Wurzeldruckes zugeschrieben haben, warum sollte man nicht den  
Markstrahlen der Stämme, welche ganz ähnlich wie jene in den  
Wurzeln gebaut sind, nicht dieselbe Wirkung zuschreiben?

Zwar kommt es öfters vor, dass aus der Wundfläche des Stockes  
gefallter Bäume kein Wasser ausfliesst, doch beweisen solche Fälle  
die Unwirksamkeit der Markstrahlen nicht, sondern lassen nur  
schliessen, dass der Druck, welcher in solchen Fällen entwickelt  
wird, nicht gross genug ist, um den atmosphärischen Druck zu  
überwinden und das Wasser durch die Gefässe und Tracheiden bis  
zur Wundfläche des Stockes hindurchzupressen. Andererseits wissen  
wir, dass in vielen Fällen die Stöcke gefällter Bäume lange Zeit  
hindurch Saft ausfliessen lassen, auch wissen wir, dass an manchen  
Bäumen im Frühling auch aus einem in einer grösseren Höhe am  
Stamme angebrachten Einschnitte Saft reichlich ausfliesst.

Es ist schon von vornherein unwahrscheinlich, dass dieser Saft-  
ausfluss ohne Betheiligung der lebendigen Zellen des Holzes einfach  
in Folge des Wurzeldruckes und der Ausdehnung der Gase von der  
Erwärmung bewirkt werde, und wenn wir bei einem Baum die Mit-  
wirkung der Markstrahlen und des Holzparenchyms bei der Wasser-  
bewegung annehmen, so ist nicht einzusehen, weshalb bei einem  
anderen Baume, wo die Markstrahlen ganz ähnlich gebaut sind,  
diese Mitwirkung ausbleiben sollte. Die Differenzen, welche wir bei  
den Blutungserscheinungen verschiedener Bäume begegnen, können

unmöglich in den qualitativen, sondern in den quantitativen Verschiedenheiten bei der Thätigkeit der Holzgewebe verschiedener Bäume ihren Grund haben.

Auch haben schon viele Botaniker die Ansicht ausgesprochen, dass im Stamme Druckkräfte entwickelt werden.

In einer umfangreichen, speciell auf diesen Gegenstand gerichteten Arbeit beschreibt Pitra zahlreiche Versuche, in welchen er einen Saftausfluss aus den Querschnitten der abgeschnittenen und in Wasser gestellten Sprossstücke constatirt hat. Dieser Saftausfluss begann manchmal schon nach 20 Stunden, manchmal aber erst nach einigen Wochen. Böhm bestreitet die Stichhaltigkeit der Pitra'schen Versuche, indem er behauptet, dass bei diesen Versuchen das Wasser vorerst in Folge der geringen Tension der in den Holzelementen enthaltenen Luft in dieselben eingesogen wurde, um dann durch die, theils durch intramoleculare Athmung, theils durch Buttersäuregährung entwickelten Gase durch die Schnittfläche nach aussen ausgestossen zu werden. Man kann diesen Einwänden von Böhm eine gewisse Berechtigung nicht absprechen, doch finde ich in seinen Auseinandersetzungen kein Argument, welches den Antheil der osmotischen Kräfte an den Resultaten der Pitra'schen Versuche ausschliesse. Ganz besonders ist die Mitwirkung osmotischer Kräfte in diesen Fällen wahrscheinlich, wo der Saftausfluss aus der Schnittfläche bereits nach 20 Stunden begann, da zu dieser Zeit die Buttersäuregährung sicher noch nicht angefangen hat.

Pfeffer<sup>1)</sup> in seiner Pflanzenphysiologie vermeidet sogar absichtlich den Ausdruck Wurzeldruck und gebraucht statt dessen den Ausdruck Blutungsdruck, weil er ganz richtig bemerkt, dass die Wurzeln keineswegs die einzigen Organe sind, welche den Blutungsdruck entwickeln.

Sachs in seinem neuesten Lehrbuch<sup>2)</sup> nimmt auch die Möglichkeit der Entstehung des osmotischen Druckes in den oberirdischen Pflanzentheilen an und erwähnt einen Versuch, wo abgeschnittene junge Halmstücke mit dem basalen Ende in nassen Sand gesteckt und

1) Pfeffer. Pflanzenphysiologie, Leipzig 1882, S. 154.

2) Sachs. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig 1882, S. 330.



vor der Verdunstung geschützt, an der oberen Schnittfläche Wassertropfen hervorquellen liessen.

Carl Kraus<sup>1)</sup> beschreibt Versuche, wo er tangentielle Schnittflächen aus jungem Holz herstellte. Diese Sprossstücke wurden mit der Längsachse horizontal in nassen Sand gelegt, und nun konnte Ausscheidung von Safttropfen auf der Tangentialfläche beobachtet werden, manchmal deutlich aus den Markstrahlen.

Russow nimmt, wie wir gesehen haben, an, dass der Wurzeldruck nicht in dem Rindenparenchym, sondern im Holzparenchym entsteht und folgert consequent weiter: „Da Stammholz und Wurzelholz durchaus übereinstimmend gebaut sind, so ist zu erwarten, dass auch im Stammholz Druckkräfte entwickelt werden, falls der Wurzeldruck in dem Holzkörper der Wurzel entsteht“<sup>2)</sup>; und einige Zeilen weiter: „In Hinblick auf das übereinstimmende Auftreten von Gefässen oder gefässartigen Elementen und das an diese angrenzende Parenchym in dem primären wie secundären Xylem sämtlicher Leitbündelzellen steht zu erwarten, dass man Druckkräfte überall im Holzkörper finden muss.“

Wir sehen also, dass schon manche Botaniker aus anderen Gründen das annahmen, was wir für die Erklärung der Wasserbewegung anzunehmen durch logische Nothwendigkeit uns gezwungen sahen.

Eben diese Thatsache, dass viele Forscher, ohne die Wichtigkeit und die Nothwendigkeit der Wirkung der lebendigen Holzzellen für die Wasserbewegung richtig erkannt zu haben, doch diese Wirkung annahmen, bekräftigt unsere Anschauungen am meisten. Wenn z. B. Russow, auf dem Standpunkte der Böhm'schen Theorie gestellt, doch die Mitwirkung der Markstrahlen und des Holzparenchyms bei der Wasserbewegung annahm, so ist nicht zu zweifeln, dass er auf diese Wirkung das Hauptgewicht gelegt haben würde, wenn er den Widerspruch, in welchem die Böhm'sche Theorie mit dem Gesetze der Erhaltung der Energie steht, bemerkt hätte. Dass Russow von unserem Standpunkte nur sehr wenig entfernt war,

1) Carl Kraus: „Die Saftleitung der Wurzeln, besonders ihrer jungen Theile.“ Forschungen für Agriculturphys., Bd. V, S. 448.

2) Russow. Bot. Centralbl., Bd. XIII, S. 168.

beweisen seine folgenden Worte: „Fassen wir schliesslich die Ergebnisse vorstehender Untersuchungen kurz zusammen, so gewinnen wir die Vorstellung, dass die Gefässe und Tracheiden nichts anderes als Pumpen sind, die je nach Umständen saugend oder drückend das Wasser im Holzkörper von den Wurzeln bis zu den Blättern heben <sup>1)</sup>.“

---

Nachdem wir auf diese Weise die Berechtigung unserer Theorie im Allgemeinen begründet haben, werden wir nun versuchen, etwas näher auf die Einzelheiten einzugehen.

Die nächste Schwierigkeit, welche wir zu überwinden haben, bietet das Verständniss, auf welche Art und Weise das aus den Gefässen und Tracheiden von den Parenchymzellen durch osmotische Kräfte aufgenommene Wasser aus diesen Zellen wieder in die trachealen Elemente hineingepresst werden kann. Wenn wir uns auf analoge und feststehende Processe in dem Wurzelkörper berufen, so beseitigt das die Schwierigkeit der Erklärung dieses Processes so lange nicht, als wir nicht eine hinreichende Erklärung des Wurzeldruckes besitzen. Die Erklärung des Wurzeldruckes ist also für unsere Theorie der Wasserbewegung von hervorragender Wichtigkeit und deswegen müssen wir uns zunächst der Betrachtung der Theorie des Wurzeldruckes zuwenden.

---

Dass der Wurzeldruck dadurch entsteht, dass das von den Epidermis- und Parenchymzellen aus dem Boden aufgenommene Wasser in die trachealen Elemente des centralen Cylinders hineingepresst wird, weiss ein jeder Botaniker; wie aber dieser Process zu erklären ist, darüber sind unsere Kenntnisse noch sehr mangelhaft.

Sachs setzt bekanntlich nach dem Vorgange Hofmeister's, um den Wurzeldruck zu erklären, voraus, dass die Wände der Zellen, welche das Wasser in die Gefässe hineinpressen, oder richtiger das Protoplasma, welches diese Wände auskleidet, nicht nach allen Seiten gleichgebaut ist. Nach aussen, wo diese Zellen an andere wasserzuleitende Parenchymzellen angrenzen, sind ihre Wände zwar für osmotisch aufgenommenes Wasser durchdringbar, dafür

---

1) Bot. Centralbl., Bd. XIII, S. 170.

aber bieten sie einen hohen Filtrationswiderstand dar; nach innen, wo sie die Gefässe berühren, sollen die Wände im höheren Grade filtrationsfähig sein. Sachs denkt sich nun, dass, wenn bei einem solchen Bau das durch die äussere Wand osmotisch aufgenommene Wasser eine Turgorvergrösserung in der Zelle hervorruft, diese Turgorvergrösserung eine Durchpressung des Wassers am Orte des kleinsten Filtrationswiderstandes, also nach der gemachten Voraussetzung an der Stelle, wo die Zelle an das Gefäss angrenzt, bewirkt. Auf diese Weise soll das, von aussen aus dem Boden aufgenommene Wasser, nach innen in die Gefässe und Tracheiden des centralen Cylinders hineingepresst werden, um die bekannten Erscheinungen des Wurzeldruckes zu bewirken.

Um diese Theorie mit einem Experimente zu erläutern und zu bekräftigen, construirte Sachs ebenfalls nach dem Vorgange Hofmeister's einen Apparat, welcher den Wurzeldruck nachahmen sollte. Dieser einfache Apparat, welcher sowohl im Handbuch von 1865, wie auch in dem neuesten Lehrbuch<sup>1)</sup> des berühmten Physiologen beschrieben und abgebildet ist, ist einem jeden Botaniker bekannt. Es ist eine künstliche mit osmotisch wirkender Flüssigkeit gefüllte Glaszelle, deren äussere Wand aus doppelter, die innere aus einfacher Schweinsblase besteht. Auf der inneren Seite der Zelle ist mittelst einer Kautschukkappe ein Steigrohr, welches das Gefäss repräsentiren soll, angebracht. Legt man nun diesen Apparat in ein mit Wasser gefülltes Gefäss, so wird das Wasser durch die äussere doppelte Haut in die Zelle aufgenommen und es wird, sobald die Turgescenz der Zelle einen hinreichend hohen Grad erreicht hat, die Flüssigkeit aus der Zelle durch die innere einfache Haut, welche einen kleineren Filtrationswiderstand darbietet, in das Steigrohr hinausfiltrirt. „So unvollkommen dieser Apparat ist,“ sagt Sachs, „jedenfalls erläutert er den Grundgedanken, auf welchem unsere Vorstellung von dem Wesen des Wurzeldruckes beruht, und in den 16 Jahren, welche seit meiner genannten Publikation verstrichen sind, ist jedenfalls nichts Besseres an die Stelle gesetzt worden.“

Dieser Theorie meines hochverehrten Lehrers kann ich nicht

1) Sachs. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882, S. 330.



beistimmen. Die Analogie zwischen den Erscheinungen, welche an dem Sachs'schen Apparate zu beobachten sind, und dem Wurzel-druck wäre nur dann anzunehmen, wenn die in dem Steigrohr des Apparates sich sammelnde Flüssigkeit reines Wasser oder wenigstens eine viel verdünntere Lösung als die Zellflüssigkeit wäre, oder wenn der aus den Stümpfen abgeschnittener Pflanzen ausfliessende Saft eine dem Parenchymzellsaft nahezu gleiche Concentration hätte. Nun ist aber weder das eine noch das andere der Fall. Die Construction eines osmotischen Apparates, welcher das auf einer Seite aufgenommene Wasser auf die andere Seite ausstösse, ist nach dem Princip der Erhaltung der Energie unmöglich, da ja, wie schon Adolf Mayer <sup>1)</sup> richtig bemerkt hatte, ein solcher Apparat einem Perpetuum mobile gleich käme. Der osmotische Druck (Turgescenz), welcher sich in einer natürlichen oder künstlichen Zelle entwickelt, ist ein Resultat der Anziehungskräfte der Zellinhaltsstoffe an Wasser. Soll das in Folge dieser Anziehung aufgenommene Wasser wieder nach aussen ausgestossen werden, so sind nicht nur zur Ueberwindung des Filtrationswiderstandes der Zellwand, sondern auch zur Trennung des Wassers von den in ihm gelösten Stoffen Kräfte erforderlich.

In dem Sachs'schen Apparate, wie ich mich durch einen unmittelbaren Versuch überzeugt habe, wird in das Steigrohr nicht Wasser, sondern dieselbe Flüssigkeit, welche in der Zelle selbst enthalten ist, durchgepresst: hier wird also die als Druckkraft sich äussernde Energie, ohne sich zur Trennung des Wassers zu verbrauchen, gänzlich zur Ueberwindung des Filtrationswiderstandes der Zellhaut verwendet und in Folge dessen kann sie sogar hinreichen, um einen gewissen hydrostatischen Druck zu entwickeln. Anders bei den Wurzeln: hier ist der aus den Gefässen und Tracheiden ausfliessende Saft zwar kein reines Wasser, aber oft eine so verdünnte Lösung, dass sie mit der Concentration des Saftes der sie ausscheidenden Parenchymzellen in gar keinen Vergleich gestellt werden kann.

So haben die Analysen von Uhlbricht <sup>2)</sup> gezeigt, dass der

1) Adolf Mayer. Lehrbuch der Agriculturchemie. Heidelberg 1871, S. 332.

2) Uhlbricht. Ein Beitrag zur Kenntniss der Blutungssäfte einjähriger Pflanzen. Landw. Versuchsst., Bd. VI, S. 468.

aus den Stümpfen der Kartoffelpflanze ausfliessende Saft am Anfang 0,161 pCt., am Ende 0,124 pCt. an Trockensubstanz enthielt. Der Saft aus den Stümpfen von *Helianthus* enthielt in der ersten Portion 0,303 pCt., in der letzten 0,081 pCt. an Trockensubstanz.

Was die Concentration der Wurzelparenchymzellen anbetrifft, so ist zu bemerken, dass de Vries<sup>1)</sup> noch in einer Salpeterlösung von 2 pCt. das Wachsthum der Maiswurzeln constatiren konnte. Da aber das Wachsthum einen gewissen Turgor der wachsenden Zellen voraussetzt, so ist zu schliessen, dass der osmotische Salpeterwerth<sup>2)</sup> der Wurzelparenchymzellen wenigstens 0,20 pCt. betragen muss. Demzufolge werden wir nicht zu hoch greifen, wenn wir die Concentration des Zellsaftes in den Wurzelparenchymzellen auf 2,5 bis 3 pCt. Trockensubstanz schätzen werden. Dass diese Zahl nicht zu hoch angegeben ist, beweisen auch die zahlreichen von de Vries ausgeführten Analysen der ausgepressten Pflanzensäfte. In der von de Vries zusammengestellten Tabelle schwanken nämlich die Zahlen, welche die Concentrationen der Zellsäfte von verschiedenen Pflanzen ausdrücken, zwischen 1,6 pCt. und 9 pCt. Angenommen, dass der Zellsaft der Wurzelparenchymzellen nur 2 pCt. an Trockensubstanz enthält, so ist leicht einzusehen, dass eine nicht unbedeutende Menge Energie dazu erforderlich ist, um aus einer solchen Lösung eine so verdünnte Flüssigkeit, wie wir sie aus den Gefässen der Stümpfe abgeschnittener Pflanzen ausfliessen sehen, abzuscheiden; wenn wir aber noch ausserdem bedenken, dass die hier wirkenden Kräfte nicht nur die Scheidung einer verdünnteren von einer concentrirteren Lösung zu bewirken haben, sondern, dass sie noch den Filtrationswiderstand der mit Protoplasma ausgelegten Zellwände überwinden müssen und dabei noch einen sehr namhaften als Wurzeldruck sich äussernden hydrostatischen Druck zu entwickeln vermögen, so können wir mit aller Sicherheit folgern, dass der osmotische Turgor allein zu diesen Processen nicht hinreichen konnte und dass also eine unmittelbare Mitwirkung des lebendigen Protoplasmas dabei anzunehmen ist. Die Nothwendigkeit der Annahme dieser Mitwirkung wird um so drin-

1) de Vries. „Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung.“ Leipzig 1877, S. 57.

2) de Vries. „Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft.“ Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XIV, S. 430.

Jahrb. f. wiss. Botanik. XV.

gender erscheinen, wenn wir die Beteiligung der Markstrahlen und des Holzparenchyms der Wurzelkörper an den Erscheinungen des Wurzeldruckes annehmen wollen. Denn es liegt auf der Hand, dass wir uns den Einfluss der Markstrahlen und des Holzparenchyms auf den Wurzeldruck nicht anders denken können, als dass wir annehmen, dass diese lebendigen Holzzellen das Wasser aus den trachealen Elementen der Wurzeln aufnehmen, um es dann wieder mit einer gewissen Kraft in diese Elemente hineinzupressen. Sollte nun dieser Saftaustausch einzig und allein auf osmotischem Wege ohne Mitwirkung der Lebensenergie des Protoplasmas vor sich gehen, so würde die Concentration dieses Saftes, laut dem Princip der Erhaltung der Energie, nach jedem Durchgange durch lebendige Zellen sich bedeutend steigern müssen, und wenn nicht sofort nach dem ersten Durchgange, so wenigstens sehr bald, müsste sie der Concentration des Zellsaftes dieser Zellen gleich werden, womit jede weiteren osmotischen Wirkungen aufhören müssten.

Um dieser Schwierigkeit, welche die Sachs'sche Theorie nicht zu überwinden vermag, entgegenzukommen, und um zu erklären, wie es möglich ist, dass der aus den Gefässen ausfliessende Saft im Vergleich mit dem Zellsafte der Zellen, welche ihn ausscheiden, eine so geringe Concentration hat, bleibt nichts anderes übrig, als eine Beteiligung der bei der Athmung freiwerdenden Kräfte bei dieser Saftausscheidung anzunehmen. Diese Kräfte mit dem durch osmotische Wirkung entstandenen Turgor zusammengenommen werden nun vollständig hinreichen können, nicht nur den Filtrationswiderstand des Protoplasmas und der Zellwände zu überwinden, sondern auch die Trennung des Zellsaftes in einen concentrirteren Theil, welcher in der Zelle zurückbleibt, und in einen verdünnteren, welcher nach aussen ausgestossen wird, zu bewirken; sie werden ausserdem noch dazu hinreichen können, um einen hydrostatischen Druck, der sich als sog. Wurzeldruck äussert, zu entwickeln.

Auf welche Weise die durch die Athmung frei werdenden Kräfte ihre Wirkung bei dem uns beschäftigenden Prozesse ausüben, ist nicht mit Sicherheit zu sagen, doch ist es nicht zu schwer, sich mit Hilfe gewisser Hypothesen eine Vorstellung über die Wirkungsweise dieser Kräfte zu bilden.

Nimmt eine Zelle in Folge der osmotischen Wirkung ihrer



Inhaltsstoffe Wasser von aussen auf, so entwickelt sich in ihr ein gewisser Turgor, d. h. eine Spannung zwischen dem hydrostatischen Druck des Zellsaftes und der Elasticität der Zellhaut. Ist der Zelle das Wasser dargeboten, so dauert die Wasseraufnahme so lange fort, bis die Anziehung der Inhaltsstoffe an Wasser mit der elastischen Spannung der Zellhaut das Gleichgewicht halten. Nennen wir die Spannung der Zellhaut  $S$  und die Anziehung der Inhaltsstoffe an Wasser  $a$ , so ist beim Gleichgewichtszustand  $S = a$ . So lange  $S < a$ , wird die Wasseraufnahme fort dauern. Nur wenn  $S > a$ , kann das Wasser aus der Zelle nach aussen ausgeschieden werden.

Unter diesen Bedingungen kann das einmal von der Zelle aufgenommene Wasser aus derselben als solches oder als eine von dem Zellsafte verdünntere Lösung nur dadurch nach aussen ausgeschieden werden, dass entweder  $S$  vergrössert oder  $a$  vermindert wird. Daraus ist nun zu folgern, dass die Auscheidung des Wassers aus den osmotisch wirkenden Zellen in die Gefässe der Wurzel unter der Wirkung der durch Athmung frei werdenden Kräfte auf doppelte Weise zu Stande kommen könnte: entweder durch Vergrösserung der Kraft, welche den Zellsaft auszupressen strebt, oder durch Verminderung der Kraft, mit welcher das Wasser in der Zelle festgehalten wird, d. h. durch Verminderung der Anziehung der Inhaltsstoffe an Wasser. Nur durch die Annahme eines periodischen Eintretens einer dieser Möglichkeiten sind wir im Stande, die Entstehung des Wurzeldruckes zu erklären. Wir wollen diese Erklärung auf beiden Wegen versuchen.

1. Denken wir uns eine Parenchymzelle, welche auf einer Seite vermittelt anderer ähnlicher Zellen mit dem Wasser des Bodens in Verbindung steht, auf der anderen an ein Gefäss oder an eine Tracheide des centralen Cylinders angrenzt. Durch die osmotische Wirkung der Inhaltsstoffe wird das Wasser aus dem Boden in diese Zelle aufgenommen und in Folge dessen entwickelt sich in der letzten ein gewisser Turgor. Denken wir uns nun, dass, nachdem dieser Turgor eine gewisse Höhe erreicht hat, eine doppelte Veränderung unter der Wirkung der durch Athmung frei werdenden Kräfte im Protoplasma der Zelle eintritt: 1. dass sich das gesammte Protoplasma activ zusammenzieht; 2. dass an der Stelle, wo die Zelle an ein tracheales Element angrenzt, die Protoplasmatheilchen eine

derartige Umlagerung erfahren, dass der Filtrationswiderstand an dieser Stelle sich bedeutend vermindert. Dies angenommen, ist es klar, dass jetzt ein Theil des früher osmotisch aufgenommenen Wassers, unter der Wirkung der elastischen Turgorspannung + (plus) der Kraft, mit welcher sich das Protoplasma zusammenzieht, an der Stelle des kleinsten Filtrationswiderstandes, also dort, wo die Zelle das tracheale Element berührt, aus der Zelle ausgestossen und in das tracheale Element hineingepresst wird. Jetzt denken wir uns, dass das Protoplasma wieder zu dem früheren Zustande zurückkehrt, d. h. dass die active Contraction desselben aufhört, und dass der Filtrationswiderstand des Protoplasmas an der Stelle, wo die Zelle an das Gefäss angrenzt, abermals grösser wird: dann wird das Wasser aus dem Boden wieder von der Zelle osmotisch aufgenommen, der Turgor der Zelle steigert sich, bis das Wasser durch eine neue Contraction des Protoplasmas nicht wieder aus der Zelle in das Gefäss ausgestossen wird; dann folgt eine neue osmotische Wasseraufnahme, eine neue Ausstossung desselben u. s. w.

Mit der Annahme einer solchen periodisch wiederkehrenden activen Contraction des Protoplasmas in den, den Wurzeldruck bedingenden Zellen nehmen wir in denselben eine Quelle der activen Energie an, welche, mit der Energie der osmotischen Zellhautspannung zusammengenommen, sowohl für die Trennung des Wassers von den es anziehenden Inhaltsstoffen der Zelle, als auch für die Ueberwindung des Filtrationswiderstandes der mit Protoplasma ausgekleideten Zellhaut und zur Entwicklung eines gewissen hydrostatischen Druckes vollständig hinreichen kann. Diese Annahme steht weder mit den physikalischen Grundgesetzen, noch mit unseren Kenntnissen über die Eigenschaften des Protoplasmas in Widerspruch; doch bedarf die angenommene active Zusammenziehung des Protoplasmas noch einer weiteren Erklärung, und es drängt sich gleich die Frage auf, auf welche Weise die durch Athmung frei werdenden Kräfte diese Zusammenziehung des Protoplasmas bedingen.

2. Viel einfacher gestaltet sich die Erklärung des Wurzeldruckes, wenn wir die zweite der oben erwähnten Möglichkeiten annehmen, nämlich wenn wir voraussetzen, dass die in Folge der Athmung frei werdenden Kräfte nicht eine Vergrösserung der wasser-auspressenden Kräfte, sondern eine Verminderung der wasseranhal-



tenden Kräfte in der Zelle bewirken. Wie schon früher gesagt, wird das Wasser in einer turgescirenden Zelle nicht nur durch den Filtrationswiderstand des Protoplasmas und der Zellhaut, sondern auch durch molekulare Anziehung der in ihm gelösten Stoffe festgehalten. Je grösser diese molekulare Anziehung ist, eine um so grössere Menge Wasser wird in der Zelle festgehalten. Die osmotische Anziehung des Zellsaftes für Wasser ist aber nicht nur durch die Menge, sondern auch durch die Qualität der in ihm gelösten Stoffe bedingt. Es ist ja längst bekannt, dass verschiedene chemische Verbindungen in gleichen Gewichtstheilen angewendet, das Wasser mit verschiedener Kraft anziehen. Demzufolge unterliegt es also keinem Zweifel, dass durch chemische Veränderungen der Stoffe, welche im Zellsafte gelöst sind, eine Veränderung der wasseranhaltenden Kraft in der Zelle bewirkt werden kann.

Denken wir uns nun, dass, nachdem der Turgor einer Wurzelparenchymzelle eine gewisse Höhe erreicht hat, der Zellsaft dieser Zelle in seiner chemischen Zusammensetzung eine derartige Veränderung erfährt, dass dadurch seine wasseranziehende (osmotische) Kraft vermindert wird, dann ist es klar, dass ein Theil des Zellsaftwassers durch die bei einer grösseren osmotischen Kraft entstandene Zellhautspannung aus der Zelle am Orte des geringsten Filtrationswiderstandes ausgestossen wird. Nehmen wir daneben noch an, dass zur Zeit, wo diese Auspressung erfolgt, das Protoplasma, welches die Zellhaut auskleidet, eben an der Stelle, wo die Zelle an ein tracheales Element angrenzt, den geringsten Filtrationswiderstand darbietet, so muss das ausgestossene Wasser eben in dieses Element hineingepresst werden. Nun denken wir uns weiter, dass, nachdem in dem Turgor der Zelle ein neuer Gleichgewichtszustand schon eingetreten ist, neue den vorigen entgegengesetzte, d. h. die osmotische Kraft des Zellsaftes vergrössernde Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des Zellsaftes erfolgen. Dann wird die Zelle aufs Neue das Wasser von aussen aufnehmen, um es dann wieder bei einer neuen Verminderung seiner osmotischen Kraft in das tracheale Element auszustossen u. s. w.

Bei dieser Erklärung des Wurzeldruckes nehmen wir also anstatt periodisch wiederkehrender Contraction des Protoplasmas periodische Schwankungen der osmotischen Kraft des Zellsaftes an. Auch bei



dieser Erklärungsweise muss eine Mitwirkung der durch Athmung frei werdenden Kräfte angenommen werden; nur ist die Art und Weise, wie wir uns diese Mitwirkung hier denken, eine andere. Wir stellen uns nämlich vor, dass, indem diese Kräfte gewisse chemische Umsetzungen in den osmotisch wirkenden Stoffen hervorrufen, sie ihre Anziehung für Wasser überwinden, und dadurch der Turgorspannung das Ausstossen des Wassers aus der Zelle in die trachealen Elemente der Wurzel ermöglichen.

Sind aber solche die Grösse der osmotischen Kraft periodisch verändernde chemische Umsetzungen in der Zelle möglich? Diese Frage muss namentlich nach der neuesten Arbeit von de Vries<sup>1)</sup> unbedingt bejaht werden. Vries hat durch seine schönen und für die gesammte Pflanzenphysiologie bedeutungsvollen Untersuchungen nachgewiesen, dass wenigstens viele organische metallfreie Verbindungen gleiche sog. isotonische Coëfficienten haben, d. h. dass die wasseranziehende Kraft dieser Verbindungen pro Molekül gleich ist. Gilt dieser Satz, was sehr wahrscheinlich ist, für sämmtliche in Pflanzensäften vorkommende organische metallfreie Verbindungen, so kann man sagen, dass die wasseranziehende Kraft des Zellsaftes irgend einer Zelle, insofern sie von den organischen Stoffen herrührt, der Anzahl der Moleküle dieser Stoffe, welche im Zellsafte gelöst sind, proportional ist. Daraus ist nun zu folgern, dass jede Spaltung einer complicirteren Verbindung in einfachere die osmotische Kraft der Zelle vergrössert, indem sie die Anzahl der Moleküle vermehrt; jede Vereinigung der einfacheren Verbindungen zu einer complicirteren vermindert die wasseranziehende Kraft der Zelle, da sie die Anzahl der Moleküle vermindert. Auch muss die osmotische Kraft der Zelle eine Verminderung erfahren, wenn eine Anzahl von Molekülen durch Athmung verbrannt werden. Endlich ist auch selbstverständlich, dass jede Umbildung oder Spaltung eines unlöslichen im Protoplasma enthaltenen Stoffes in lösliche sich im Zellsafte lösende Verbindungen eine Vergrösserung, jede Ausscheidung eines unlöslichen Stoffes aus dem Zellsafte eine Verminderung der osmotischen Kraft der Zelle bewirken muss. Dass derartige Spal-

1) de Vries. „Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft.“ Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XIV.

tungen von complicirteren Verbindungen in einfachere, Regenerationen der ersten aus den letzten, Oxydationen gewisser Moleküle zu Kohlensäure und Wasser, Umwandlungen der löslichen zu unlöslichen Verbindungen und vice versa sich in der Zelle oft genug abspielen, wird Niemand bestreiten wollen, und wenn wir noch annehmen, dass derartige Processe in gewisser Reihenfolge nach einander folgen, und periodisch wiederkehren, so sind die periodischen Schwankungen der osmotischen Kräfte in der Zelle eine nothwendige Folge solcher Annahme. Es ist z. B. höchst wahrscheinlich und sogar für einige Fälle sichergestellt, dass die Eiweissmoleküle lebendiger Zellen sich fortwährend in Kohlenhydrate und gewisse amidartige Verbindungen spalten, und dass die letzten sich wieder mit stickstofffreien Atomgruppen vereinigend die Eiweissmoleküle regeneriren. Es liegt auf der Hand, dass jede Eiweisspaltung eine Vergrößerung, jede Eiweissbildung eine Verkleinerung der Turgorkraft der Zelle, in welcher sich diese Processe abspielen, zur Folge haben muss. Folgen diese Eiweisspaltung und Eiweissbildung in rythmischer Periodicität nach einander, so ist schon damit die Ursache der periodisch wiederkehrenden Veränderungen der osmotischen Kraft in der Zelle gegeben. Nehmen wir solche periodischen Spaltungen und Rückbildungen gewisser Verbindungen in den Wurzelparenchymzellen, welche den Blutungsdruck entwickeln, an, so ist es klar, dass nach jeder Spaltung der complicirteren Verbindungen in einfachere das Wasser aus dem Boden in die Zelle aufgesogen, nach jeder Rückbildung der complicirteren Verbindungen das Wasser durch die vorher entstandene Turgorspannung aus der Zelle in das tracheale Element ausgeschieden wird.

Auf diese Weise ist es leicht verständlich, wie, im Unterschied mit dem Zellsafte der Parenchymzellen, der Saft, welcher aus den Stümpfen abgeschnittener Pflanzen abfließt, eine so geringe Concentration haben kann und wie die Wurzel einen so namhaften Blutungsdruck zu entwickeln im Stande ist. Auf diese Weise ist es auch verständlich, dass der Wurzeldruck durch den Holzkörper der älteren Wurzeltheile gesteigert werden kann. Wir können uns nämlich leicht vorstellen, dass aus den Gefäßen und Tracheiden des leitenden Wurzelholzes der Saft von den Markstrahl- und Holzparenchymzellen osmotisch aufgenommen wird, und nachdem er dann bei der

Verminderung der osmotischen Kraft dieser Zellen aus denselben mit einer gewissen Kraft wieder in die trachealen Elemente hineingepresst wird, vermehrt sich dadurch die Kraft, mit welcher der Saft in diesen Elementen aufwärts getrieben wird. Trifft der Saft auf seinem Wege zahlreiche solcher parenchymatischen Zellen, so kann es nicht Wunder nehmen, dass sich dann ein bedeutender Blutungsdruck in der Wurzel entwickelt; sind in dem Holzkörper der Wurzel nur wenige solcher Zellen vorhanden, so wird von ihnen den wassertreibenden Kräften wenig abgeholfen, und indem diese Kräfte, die Arbeit der Wasserhebung leistend, sich immer mehr verbrauchen, wird der Blutungsdruck nach oben immer schwächer, so dass das Wasser aus dem Stumpfe der abgeschnittenen Pflanzen entweder sehr sparsam oder gar nicht ausfließt. Durch diese Verhältnisse können also die Blutungsdruckunterschiede zwischen verschiedenen Pflanzen hinreichend erklärt werden.

Nach dem Gesagten sehen wir, dass wir sämtliche Blutungsdruckerscheinungen unter zwei Voraussetzungen erklären können:

1. Dass in den Zellen, welche Blutungsdruck entwickeln, periodisch wiederkehrende Spaltungen und Regenerationen gewisser chemischer Verbindungen in gewissen Zeiträumen nach einander folgen.
2. Dass zur Zeit, wo das Wasser in Folge der Verminderung der osmotischen Anziehung des Zellsaftes aus der Zelle durch Turgorspannung ausgestossen wird, das Protoplasma an der Stelle den geringsten Filtrationswiderstand darbietet, wo die Zelle an ein tracheales Element angrenzt.

Da die unter diesen beiden Voraussetzungen entwickelte Blutungstheorie die einfachste und zur Zeit die wahrscheinlichste zu sein scheint, so werden wir sie auch unseren weiteren Betrachtungen über die Wasserbewegung im Stamme zu Grunde legen.

Auf Grund der eben dargestellten Theorie des Wurzeldruckes wollen wir die Wasserbewegung im Holzkörper des Stammes etwas näher zu beleuchten versuchen, und dazu wählen wir das einfachste Beispiel, nämlich die Wasserbewegung im Holzkörper der Abietineen.



Der Bau des secundären Holzes der Abietineen ist Dank den gründlichen Untersuchungen von Sanio<sup>1)</sup> und von Russow<sup>2)</sup> sehr genau bekannt. Indem wir diese Arbeiten als den Lesern bekannt voraussetzen, wollen wir sofort zur Darstellung unserer Anschauungen über die Wasserbewegung im Abietineenholze schreiten.

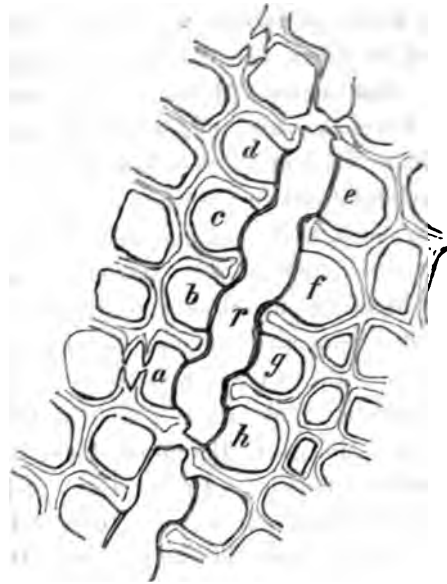
Wie schon oben angedeutet wurde, betrachten wir die Tracheiden nur als eine Art von Leitröhren, in denen sich das Wasser bewegt, die bewegenden Kräfte werden aber unserer Meinung nach durch die Markstrahlzellen geliefert. Versuchen wir, uns in die Wirkung dieser Markstrahlzellen eine nähere Einsicht zu verschaffen.

Denken wir uns eine Markstrahlzelle in natürlicher Lage, so grenzt dieselbe nach aussen, nach innen, nach oben und nach unten an ähnliche Markstrahlzellen, nach den Seiten an die Tracheiden an. Da jede Markstrahlzelle in der Richtung des Strahles stark verlängert ist, so grenzt sie auf jeder Seite nicht an eine, sondern an mehrere Tracheiden (3 bis 5) an. An den Seitenwänden, welche die Zelle von den Tracheiden trennen, sind grosse einseitige Hof-tüpfel entwickelt, deren jeder fast die ganze Berührungsfläche der Markstrahlzelle und der Tracheide einnimmt. Unsere Figur stellt im Holzquerschnitt eine solche Markstrahlzelle *r* vor. Diese Zelle grenzt sowohl rechts als links an je vier Tracheiden an. Die Tracheiden sind bekanntlich theilweise mit Luft, zum grössten Theil aber mit Wasser gefüllt. Denken wir uns, dass die Zelle *r* durch die osmotische Anziehung seiner Inhaltsstoffe Wasser aus allen 8 Tracheiden aufsaugt, so muss offenbar der Turgor in ihr vergrössert werden. Da an den übrigen Stellen die Wände der Markstrahlzelle verholzt und verdickt sind, so werden durch diese Turgorvergrösserung hauptsächlich die Schliesshäute der oben erwähnten einseitigen Hof-tüpfel gedehnt und gespannt. In Folge dieser Dehnung werden sich diese Schliesshäute stark in die Lumina der Tracheiden hineinwölben, wobei ihre Ränder an die Hofwände angedrückt werden. Durch die Aufnahme des Wassers aus den Tracheiden in die Zelle verändert sich der Luftdruck in den Tracheiden

1) Sanio. „Anatomie der gemeinen Kiefer.“ Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. IX.

2) Russow. „Zur Kenntniss des Holzes, insbesondere des Coniferenholzes.“ Bot. Centralbl., Bd. XIII.

nicht, da die Verminderung dieses Druckes, welche durch Wasserentziehung aus der Tracheide bewirkt werde, durch Hineinwölbung der Schliesshaut in das Lumen der Tracheide ausgeglichen wird. Denken wir uns, dass, nachdem der Turgor der Zelle *r* eine gewisse



Höhe erreicht hat, der Filtrationswiderstand des Protoplasmas, welches die Schliesshaut bei *b* auskleidet, sich vermindert, und dass gleichzeitig in Folge einer chemischen Umsetzung im Zellsafte die osmotische Kraft der Zelle eine Verminderung erfährt. Dann wird ein Theil des aus allen 8 Tracheiden osmotisch aufgenommenen Wassers durch die jetzt zu grosse Membranspannung aus der Zelle ausgestossen und in die Tracheide *b* hineingepresst.

In Folge dieser Einpressung

einer grösseren Wassermenge in die Tracheide *b* wird sich der Luftdruck in derselben vergrössern und ein Theil des Wassers wird aus dieser Tracheide in die benachbarte, in welcher ein kleinerer Luftdruck herrscht, durchgepresst. Wären an den tangentialen Wänden der Tracheiden Tüpfel vorhanden, so würde das Wasser aus der Tracheide *b* in die Tracheide *a* oder *c*, welche mit ihr auf gleicher Höhe stehen, durchgepresst, da aber an diesen Wänden keine Tüpfel vorhanden sind, so kann diese Auspressung nur nach einer nächst höheren oder nächst unteren Tracheide erfolgen. Da nun, wie R. Hartig nachgewiesen hat, der Luftdruck in den Tracheiden nach oben sinkt, so liegt auf der Hand, dass bei der momentanen Vergrösserung des Luftdruckes in der Tracheide *b* das Wasser aus dieser Tracheide nicht nach einer nächst unteren, sondern nach einer nächst oberen Tracheide (da in dieser ein kleinerer Luftdruck herrscht) durchgepresst wird. Jetzt denken wir uns, dass in unserer Zelle wieder

gewisse chemische Spaltungen eintreten. In Folge dieser Spaltungen steigert sich die osmotische Anziehung der Inhaltsstoffe der Zelle an Wasser, eine entsprechende Wassermenge wird wieder aus den Tracheiden in die Zelle aufgenommen, wodurch natürlich der Turgor der Zelle abermals gesteigert wird. Nach einiger Zeit erfolgen neue chemische Umsetzungen, die osmotische Kraft der Zelle vermindert sich wieder und das vor Kurzem (aus allen 8 Tracheiden) aufgenommene Wasser wird wieder aus der Zelle ausgestossen. Wir setzen nun voraus, dass unterdessen die Stelle des kleinsten Filtrationswiderstandes von *b* nach *c* sich gerückt hat, in Folge dessen wird bei dieser zweiten Wasserausscheidung das aus allen 8 Tracheiden aufgenommene Wasser nicht mehr in die Tracheide *b*, sondern in *c* hineingepresst werden. Der Luftdruck wird sich also jetzt in der Tracheide *c* steigern, und er wird einen Theil des Wassers dieser Tracheide in die höher liegende Tracheide durchpressen. Dann erfolgt in unserer Zelle *r* wieder eine Wasseraufnahme aus den Tracheiden und eine Auspressung desselben in die Tracheide *d*, dann eine Wasseraufnahme und Auspressung in die Tracheide *e*, dann in die Tracheide *f*, *g*, *h*, *a* wieder in die Tracheide *b* u. s. w. Wir nehmen also an, dass das aus allen neben einer Markstrahlzelle liegenden Tracheiden aufgenommene Wasser aus dieser Zelle jedesmal nur in eine einzige Tracheide hineingepresst wird, aber nicht gerade immer in dieselbe, sondern vielleicht bei jeder Ausstossung in eine andere.

Die Wirkung einer Markstrahlzelle auf die Bewegung des Wassers in den Tracheiden ist aber nicht nur eine drückende, sondern auch eine saugende. In dem Moment, wo das Wasser aus der Markstrahlzelle in eine der sie angrenzenden Tracheiden ausgestossen wird, vermindert sich der Turgor der Zelle und zugleich damit die Convexität der Schliesshäute gegen die Lumina der Tracheiden.

Eine unmittelbare Folge dieser Convexitätsverminderung der Schliesshäute muss eine Verminderung des Luftdruckes in den entsprechenden Tracheiden sein. Auf unserer Figur grenzt die Markstrahlzelle *r* an 8 Tracheiden an; nehmen wir also an, dass während der Turgorsteigerung ausschliesslich die Schliesshäute, welche die Zelle von den Tracheiden trennen, gedehnt werden, und dass alle 8 Tracheiden gleich grosse Luftmengen enthalten, so ist es klar,



dass, wenn wir die Luftdruckvergrösserung in der Tracheide  $b$ , welche durch Wasserauspressung aus der Zelle in diese Tracheide bewirkt wird,  $p$  nennen, so wird sich gleichzeitig in jeder anderen Tracheide, z. B. in der Tracheide  $g$ , der Luftdruck um  $\frac{p}{8}$  vermindern.

Ist dieser Werth  $\frac{p}{8}$  gross genug, um den Filtrationswiderstand der Tüpfelmembranen zu überwinden, so wird das Wasser aus den benachbarten Tracheiden in die Tracheide  $g$  aufgesogen. Da die Tüpfel nur an radialen Wänden der Tracheiden vorhanden sind, und da, wie aus R. Hartig's Experimenten zu schliessen ist, ein höherer Druck nicht in weiter nach oben, sondern in den weiter nach unten liegenden Tracheiden obwaltet, so muss die Druckverminderung in der Tracheide  $g$  eine Wasseraufsaugung aus den nächst unteren Tracheiden bewirken.

Auf diese Weise übt, unserer Theorie zufolge, eine jede Markstrahlzelle auf die Bewegung des Wassers in den Tracheiden eine saugende und drückende Wirkung zugleich aus. Drückend treibt die Markstrahlzelle das Wasser in diese Tracheide, in welche sie das zuvor aufgenommene Wasser ergiesst, saugend wirkt sie auf die Bewegung des Wassers in allen anderen Tracheiden, welche sie berührt.

Ein jeder Markstrahl besteht aber bekanntlich aus mehreren, z. B. aus  $n$  Zellreihen, jede Tracheide also, welche einen Markstrahl berührt, steht nicht mit einer einzigen, sondern mit  $n$  Markstrahlzellen in Berührung; bewirkt also eine Markstrahlzelle, indem sie das Wasser in die Tracheide  $b$  hineinpresst, eine Druckvergrösserung  $p$  in dieser Tracheide, so werden  $n$  Markstrahlzellen, wenn sie gleichzeitig wirken, in ihr eine Druckvergrösserung  $np$  und in jeder der anderen Tracheiden, welche sie berühren, eine Druckverminderung  $\frac{np}{m}$  bewirken.  $m$  bezeichnet die Zahl der Tracheiden, welche an eine Markstrahlzelle angrenzen.

Die Grössen  $np$  und  $-\frac{np}{m}$  bezeichnen also die Veränderungen, welche ein Markstrahl in dem Gasdruck der an ihm angrenzenden Tracheiden hervorruft. Diese durch die Wirkung der Markstrahl-

zellen hervorgerufenen Veränderungen des Gasdruckes, mit der continuirlichen von Hartig nachgewiesenen Abnahme dieses Gasdruckes nach oben zusammengekommen, bedingen unserer Meinung nach das Wassersteigen bis zu den höchsten Baumgipfeln.

Die eben dargestellte Theorie des Saftsteigens erklärt, ohne, wie wir hoffen, mit den physikalischen Grundgesetzen in Widerspruch zu gelangen, sowohl die Ergebnisse der experimentellen Forschung als auch die Einzelheiten des anatomischen Baues des Coniferenholzes.

So ist für unsere Theorie ganz klar, dass die von Hartig nachgewiesenen Druckdifferenzen in Holzluft an verschiedenen Höhen des Baumes eine nothwendige Bedingung des Saftsteigens im Holze ausmachen. Wie wir gesehen haben, hat Hartig constatirt, dass das Durchschneiden des Splintes bei der Fichte ein Welken seiner jungen Triebe schon zur Zeit bewirkt, wo die Tracheiden noch mehr als 60 pCt. ihres inneren Volumens an Wasser enthalten, und dass die Ursache dieses Welkens in der Ausgleichung des Luftdruckes in dem ganzen über dem Einschnitte liegenden Theil des Baumes zu suchen ist. Das Ergebniss dieses Versuches wird durch unsere Theorie sehr leicht erklärt. Steht die Luft der höher und tiefer liegenden Tracheiden unter gleichem Druck, so ist kein Grund vorhanden, dass bei einer momentanen, durch die Wirkung einer Markstrahlzelle in irgend einer Tracheide hervorgerufenen Luftdruckvermehrung das Wasser aus dieser Tracheide eher in die höher als in die tiefer liegenden Nachbartracheiden gepresst werde; im Gegentheil, ist der Luftdruck in den höheren und tieferen Tracheiden gleich, so ist anschaulich, dass das aus einer mittleren Tracheide ausgepresste Wasser eher, seiner eigenen Schwere zufolge, nach unten sinken als nach oben steigen wird.

Auch ist, den gleichen Luftdruck in den Tracheiden vorausgesetzt, kein Grund vorhanden, dass von einer Tracheide, in welcher durch die Wirkung der Markstrahlen eine Luftdruckverminderung eingetreten ist, das Wasser eher aus den tiefer als aus den höher liegenden Tracheiden gesogen werde. Damit die Saug-Druckwirkung der Markstrahlen das Wasser nach oben treiben könnte, muss im Holze ein continuirliches Sinken des Luftdruckes voraus-

gesetzt werden: wird dieser Luftdruck in dem ganzen Baum ausgeglichen, so muss die Arbeit der Markstrahlen erfolglos bleiben.

Die Einzelheiten des anatomischen Baues des Coniferenholzes werden durch unsere Theorie besser als durch irgend eine andere erklärt: denn nicht nur der Bau und die Tüpfelung der Tracheiden, sondern auch der Bau der Markstrahlen, welcher für die Böhm-Hartig'sche Theorie ganz gleichgültig erscheint, wird im Lichte unserer Theorie leicht verständlich. Auch wir nehmen, wie oben auseinandergesetzt wurde, an, dass der Durchgang des Wassers aus einer tiefer liegenden Tracheide in eine nächst höhere eine Folge der Gasdruckdifferenzen in beiden Tracheiden ist; doch ist für uns diese Druckdifferenz keine constante, von der Transpiration allein abhängende, sondern sie ist eine nur momentane, zur Zeit, wo das Wasser aus den Markstrahlzellen ausgestossen wird, entstehende. Die allmälige Abnahme des Holzluftdruckes nach oben, wie sie Hartig nachgewiesen hat, bestimmt, unserer Theorie nach, die Richtung der Wasserbewegung im Holze, indem sie das von den Markstrahlzellen ausgepresste Wasser nicht nach unten sinken lässt, und indem sie den tiefer liegenden Tracheiden bei einer momentanen Luftdruckverminderung in denselben das Wasser aus den höher liegenden Tracheiden nicht aufzusaugen gestattet: für sich aber wäre diese Druckabnahme nicht im Stande, das Wassersteigen im Holze der Bäume zu bewirken. Bei einer solchen Auffassung der Ursachen der Wasserbewegung im Holze tritt die Bedeutung der Hoftüpfel und deren Schliesshäute eben so klar hervor, als wie bei den Theorien von Böhm und Robert Hartig.

Pressen die Markstrahlzellen auf einmal in eine der an sie angrenzenden Tracheiden eine grössere Wassermenge hinein, so stösst die Wasserwelle mit einer gewissen Kraft die dünnen Schliesshäute, welche für den Durchgang des Wassers aus einer Tracheide in die andere bestimmt sind, an. Um dabei nicht zerrissen zu werden, brauchen diese Membranen einen gewissen Schutz. Dieser Schutz wird ihnen durch die eigenthümlich trichterförmigen Hofwände, welche an beiden Seiten einer jeden solchen Membran entwickelt sind, gewährt. Da die Schliesshaut im Hofraum des leitenden Holzes schlaff befestigt ist, so wird sie, sobald auf einer Seite ein höherer Druck als auf der anderen obwaltet, an die Hofwand wie ein Filter an



einen Trichter angepresst und dadurch gegen Zerreißung geschützt. Dabei ragt aber die Mitte der Schliesshaut über den Canalrand des Tüpfels hervor, hier verlangt sie also, um durch den Druck nicht zerrissen zu werden, noch einen besonderen Schutz. Dieser Schutz wird der Schliesshaut dadurch gewährt, dass sie nicht in seiner ganzen Fläche, sondern nur am Rande (Margo) dünn und filtrationsfähig ist; in der Mitte aber ist sie ziemlich stark verdickt und bildet hier den sog. Torus. Dieser Torus hat unserer Meinung nach eine ähnliche Bedeutung, wie der Platinconus, welchen die Chemiker in den Trichter unter dem Filter hineinlegen, wenn sie mit Hilfe einer Luftpumpe schnell filtriren wollen. Wie dieser Platinconus den Filter schützt, so schützt der Torus die Schliesshaut gegen das Zerreißen durch den Druck. Die leichte Einkrümmung des Hofwandrandes, wie sie Russow beobachtet und abgebildet<sup>1)</sup> hat, sichert noch besser diesen Schutz. Den zur Filtration des Wassers bestimmten Theil der Schliesshaut bietet der dünne Rand derselben, der sog. Margo dar. Dieser Margo ist mit einer radialen Streifung ausgestattet. Diese Streifung, welche zunächst von Russow genau beschrieben und abgebildet wurde<sup>2)</sup>, erstreckt sich auch auf den Rand des Torus. Obgleich Russow diese Streifung auf eine Differenzirung in Streifen von verschiedener Dichtigkeit zurückführt, so ist doch namentlich nach dem, was wir durch Strasburger's Untersuchungen über die Streifung der Zellhaut<sup>3)</sup> wissen, kaum zu zweifeln, dass diese Streifung einen Ausdruck feiner Verdickungen oder vielleicht Faltungen der Schliesshaut bilden. Ueber den Rand des Torus giebt Russow ausdrücklich an, dass er im optischen Querschnitt deutlich gekerbt erscheint, und Russow selbst sagt: „Wahrscheinlich ragen auch in der Ausdehnung des Margo die Streifen über die Areolen hervor.“

Diese Struktur des Margo der Schliesshaut steht unzweifelhaft mit der Funktion derselben in innigster Beziehung zusammen. Wäre der Margo ganz glatt und vollkommen gleichmässig dünn, der

1) Russow, l. c. Fig. 16, 17, 18.

2) l. c. Fig. 35—41.

3) Strasburger. „Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute.“ Jena 1882, S. 64—75.

Rand des Torus nicht gekerbt, so könnte das Wasser durch Druck aus einer Tracheide in die andere nicht durchgepresst werden; denn der Margo würde dann durch den Druck an die Hofwand so fest angepresst und der Torus würde den Tüpfelcanal so dicht schliessen, dass die Filtration des Wassers durch die Schliesshaut unmöglich wäre. Aber wegen des Vorhandenseins der Einkerbungen am Torusrande kann der Tüpfelcanal durch den Torus nicht wasserdicht geschlossen werden; ihrerseits gestatten wieder die Streifen des Margo kein zu festes Anpressen desselben an die Hofwand, so dass an den Areolen zwischen der Schliesshaut und der Hofwand ein für die Filtration des Wassers hinreichender Raum übrig bleibt, und auf diese Weise kann bei dieser Einrichtung das Wasser durch einen Druckunterschied aus einer Tracheide in die andere durchgepresst werden. Haben wir den Torus mit dem Platinconus beim Schnellfiltrirapparate verglichen, so können wir den Margo der Schliesshaut einem gefalteten Filter vortrefflich zur Seite stellen. Die dichteren Streifen des Margo können hier als die den Trichter berührende Falten des Filters, die Areolen als von dem Trichter abstehende Theile des Filters gelten.

Ein aufmerksamer Leser der verdienstvollen Arbeit Russow's wird wohl bemerkt haben, dass unsere Auffassung der Bedeutung des Hoftüpfels und seiner Schliesshaut bei der Wasserbewegung eine wesentlich andere als die, welche sich Russow darüber gebildet hat, ist. Nach Russow ist der Tüpfel „ein mechanischer Apparat, der seiner Construction gemäss als ein eigenthümliches Klappenventil gedeutet werden kann, dass von einem Klappenventil unserer Pumpen sich dadurch unterscheidet, dass es nicht nur nach einer Seite, sondern nach zwei Seiten hin schliesst“.<sup>1)</sup> Die Schliesshaut des Tüpfels stellt nach Russow die Klappe dieses Ventils dar. Für uns bildet der Hoftüpfel einen doppelten Trichter, welcher mit einem einzigen Filter und einer Einrichtung zum Schutz desselben (Torus) versehen ist. Dieser Filter kann je nachdem, an welcher Seite ein stärkerer Druck obwaltet, sich bald auf einen, bald auf den anderen Trichter legen, um das Wasser aus einer Tracheide in die andere filtriren zu lassen. Diese Auffassung der

1) Russow, l. c. S. 105.



Bedeutung der Hoftüpfel scheint mir die allein mögliche und sowohl dem Zweck der Wasserbewegung als auch dem Bau der Tüpfel allein entsprechende zu sein.

Ich vermag nicht einzusehen, und aus der Darstellung Russow's ist mir nicht klar geworden, wie der Umstand, dass bei einem grösseren Druckunterschied in den benachbarten Tracheiden die Tüpfelcanäle durch Tori geschlossen werden sollen, die Wasserbewegung erleichtern kann. Meiner Meinung nach könnte das Geschlossenwerden der Tüpfelcanäle unter diesen Umständen nicht nur die Wasserbewegung nicht erleichtern, sondern es müsste sie sogar zum Stillstand bringen, da ja die Wasserbewegung auch nach Russow durch Druckunterschiede in den Tracheiden bewirkt wird. Wenn Russow hofft, dass bei einem geringen Druck mehr Wasser durch ein intercellularfreies Tannenholz filtrirt wird, als bei einem starken Druck, so theile ich diese seine Hoffnung durchaus nicht und bin überzeugt, dass, je stärker der Druck, desto schneller die Filtration des Wassers wird.<sup>1)</sup> Uebrigens entspricht der von Russow so genau beschriebene Bau der Schliesshaut keineswegs der Funktion, welche ihr der genannte Forscher anweist. Russow giebt ja, wie wir gesehen haben, ausdrücklich an, dass der Rand des Torus nicht gleichmässig dick ist, sondern dass er deutlich gekerbt erscheint. Sind am Rande der Hofwand keine entsprechende Einkerbungen vorhanden (und solche hat ja Russow nicht beobachtet), so kann der mit gekerbttem Rande ausgestattete Torus auch bei noch so starker Anpressung an die Hofwand den Tüpfelcanal keineswegs wasserdicht schliessen, da das durch den Margo filtrirende Wasser immer noch an den Einkerbungsstellen des Torus seinen Weg finden wird. Demnach sind die Hoftüpfel keine Klappenventile, sondern vielmehr unserer Theorie gemäss eigenthümliche Filtrationsapparate.

Unsere Theorie erklärt auch, warum an den tangentialen Wänden der Tracheiden keine Tüpfel vorhanden sind und die Tüpfelung nur auf die radialen Wände beschränkt ist. Bekanntlich stehen die Tracheiden einer radialen Reihe nahezu auf gleicher Höhe, dagegen die Tracheiden einer tangentialen Reihe auf ungleichen Höhen. Wären

1) Leider bin ich auch aus Mangel an Material nicht im Stande gewesen, den Versuch auszuführen.



sich an den tangentialen Reihen Tüpfel vorhanden, so würde das von einer Markstrahlzelle in eine der sie angrenzenden Tracheiden ausgeschiedene Wasser anstatt in die höher liegenden Tracheiden der tangentialen Reihe gepresst zu werden, zu den auf gleicher Höhe stehenden Tracheiden der radialen Reihe, aus welchen es eben von der Markstrahlzelle geschöpft wurde, zurückkehren. Unter diesen Bedingungen vermöchte also das Wasser nicht zu steigen.

Die Anwesenheit der Tüpfel an den Tangentialwänden der letzten Herbstholzschicht können wir mit Hartig dadurch erklären, dass diese Tüpfel zur Versorgung des Cambiums mit Wasser im Frühling dienen.

Der Bau der Markstrahlzellen wird auch leicht verständlich im Lichte unserer Theorie. Die Verlängerung der Zellen in der Richtung des Markstrahls wird dadurch erklärt, dass es nöthig ist, dass die Zelle mehrere Tracheiden berühre; denn nur dadurch, dass das aus mehreren die Zelle berührenden Tracheiden aufgenommene Wasser in eine einzige Tracheide hineingepresst wird, ist die Entstehung eines namhafteren zur Wasserbewegung erforderlichen Druckunterschiedes in den Tracheiden möglich.

Damit für die Athmung der Markstrahlzellen, durch welche eben die zur Wasserbewegung erforderlichen Kräfte frei werden, die nöthige Luft zugeführt werden könne, laufen zwischen diesen Zellen und den Tracheiden feine Luftcanäle, die sich in die Rindenstrahlintercellularen fortsetzen, um dann durch die Lenticellen mit der Atmosphäre zu communiciren.<sup>1)</sup> An den Stellen, wo die Wand der Markstrahlzelle an die Intercellulargänge grenzt, ist sie von Tüpfelcanälen durchsetzt, welche offenbar wenigstens theilweise den Gaswechsel zu besorgen bestimmt sind.

Aehnliche einfache Tüpfel oder Tüpfelcanäle sind auch an den Wänden, welche Markstrahlzellen von einander trennen, vorhanden; hier besorgen sie ohne Zweifel den Stoffaustausch.

Ganz andere Tüpfel sind bekanntlich an den Seitenwänden, welche die Markstrahlzellen von den Tracheiden trennen, vorhanden. Hier handelt es sich, unserer Theorie zufolge, um einen raschen osmotischen Wasseraustausch: da aber die Geschwindigkeit der

1) Runnow, l. c. S. 136.

osmotischen Wasseraufnahme der wirksamen Membranfläche proportional ist, und die Schliesshäute der Tüpfel als allein wirksam betrachtet werden können, so ist hier eine möglichst grosse Schliesshautfläche erforderlich. Kleine einfache Tüpfel, wie sie an den die Markstrahlzellen von einander trennenden Wänden vorhanden sind, würden hier nicht ausreichend sein, und deswegen sehen wir an den Seitenwänden der Markstrahlzellen sehr grosse einseitige Hoftüpfel ausgebildet. Diese Tüpfel sind bekanntlich so gross, dass die Schliesshaut eines jeden solchen Tüpfels fast die ganze Berührungsfläche zwischen der Markstrahlzelle mit der Tracheide ausmacht. Bei einer starken Turgorspannung ist nach der Tracheidenseite eine gewisse Stütze für diese Schliesshaut erforderlich, eine solche Stütze ist aber vollkommen entbehrlich nach der Seite der Zelle, und in der That sehen wir eine Hofwand nur nach der Seite der Tracheide, nicht aber nach der Seite der Zelle ausgebildet.

Aus dem Dargestellten ist zu ersehen, dass unsere Theorie sehr gut die Einzelheiten des anatomischen Baues des Abietineenholzes zu erklären vermag. Wir haben nur für die Abietineen diese Theorie ausführlicher entwickelt, weil der Bau dieses Holzes sehr einfach und genau erforscht ist; doch zweifeln wir kaum, dass auch der Bau des Holzes anderer Bäume im Lichte unserer Theorie verständlich gemacht werden könnte.

Bei den Cupressineen enthält das Holz ausser den Markstrahlen auch Holzparenchym, und da die Wände dieser Zellen ganz ähnlich getüpfelt sind wie die der Markstrahlen, so ist nicht zu zweifeln, dass auch diese Zellen bei der Wasserbewegung eine ähnliche Rolle spielen wie die Markstrahlzellen.

Das Holz der Laubbäume enthält bekanntlich neben den Tracheiden auch noch Gefässe und Libriformfasern. In den Gefässen sind in den meisten Fällen keine continuirlichen Wassersäulen vorhanden, sondern die Wassertropfen alterniren hier mit Luftblasen, wodurch eine sog. Jamin'sche Kette entsteht. In Folge gewisser Veränderungen, welche das Wasser an den Menisken erleidet<sup>1)</sup> und welche hier seine Beweglichkeit stark herabsetzen, muss man be-

1) Zimmermann. „Ueber die Jamin'sche Kette.“ Berichte der deutschen bot. Gesellsch. 1883, S. 384.

kanntlich einen sehr bedeutenden Druck anzuwenden, um eine solche Kette zu bewegen; deswegen kann sich das Wasser in solchen Ketten auf sehr grosse Höhen halten, ohne nach unten herabzufließen. Ein Gefäss mit Jamin'scher Kette können wir also als eine Reihe übereinander liegender Tracheiden, deren jede neben Wasser eine Luftblase enthält, betrachten. Von einer Reihe wirklicher Tracheiden wird sich ein solches Gefäss nur dadurch unterscheiden, dass die Zahl und die Lage der Luftblasen durch Auftreten neuer Blasen, durch Vereinigung kleinerer Blasen in grössere etc. sich ändern kann, was bei den eigentlichen Tracheiden, welche durch wirkliche Wände von einander getrennt sind, nicht möglich ist. Die Tüpfel der an den Gefässen und Tracheiden der Laubhölzer sind ganz ähnlich gebaut wie bei dem Coniferenholze. Wo die trachealen Elemente an einander grenzen, sind auch hier zweiseitige Hoftüpfel vorhanden, nur sind diese Tüpfel kleiner und dichter neben einander gelegt als bei den Coniferentracheiden. Auch sind die Tüpfel ziemlich oft spaltartig ausgezogen. Dessenungeachtet unterscheiden sich die Tüpfel und ihre Schliesshäute, was ihren Bau anbetrifft, kaum wesentlich von den Tüpfeln des Coniferenholzes; demnach sind wir berechtigt anzunehmen, dass auch ihre Thätigkeit eine ähnliche wie bei dem Coniferenholze sein muss.

Sehr wichtig für unsere Theorie ist die Thatsache, welche Russow betont, dass bei den von ihm untersuchten Laubhölzern überall, wo die trachealen Elemente an Markstrahlen oder an Parenchymzellen grenzen, die Tüpfel viel grösser und mit nur nach der Seite des trachealen Elementes ausgebildeten Höfen versehen sind; nach der Seite der Parenchymzellen sind an den Tüpfeln keine Höfe ausgebildet. Es walten hier ganz ähnliche Verhältnisse ob wie bei dem Coniferenholze, wo wir ja auch an den Berührungswänden der Markstrahlzellen mit den Tracheiden nur einseitig ausgebildete Hoftüpfel antreffen.

Aus diesen anatomischen Verhältnissen können wir in Uebereinstimmung mit unserer Theorie schliessen, dass auch bei den Laubhölzern ein lebhafter Wasseraustausch zwischen den Markstrahl- und Parenchymzellen einerseits und den trachealen Elementen andererseits unterhalten wird. Einen solchen Wasseraustausch anzunehmen,



sind wir um so mehr berechtigt, als wir das Holzparenchym bei den Laubhölzern ganz besonders die Gefäße begleiten sehen.

Also auch bei den Laubhölzern müssen wir uns die Wasserbewegung im Holze so vorstellen, dass die Markstrahl- und Holzparenchymzellen das Wasser aus den trachealen Elementen osmotisch aufsaugen, und indem sie es wieder in die Gefäße und Tracheiden hineinpressen, treiben sie in der Richtung des kleineren Luftdruckes, also nach oben weiter; dort wird das Wasser von höher liegenden Markstrahlen wieder aufgesogen und weiter getrieben u. s. w. bis zu der Baumkrone. Um sich von der Art und Weise, wie die Wasserbewegung vor sich geht, eine genaue Rechenschaft zu verschaffen, sollte man in der Weise, wie wir es für das Abietineenholz gethan haben, in jedem beliebigen Fall die anatomischen Verhältnisse, wie die Gestalt, den Bau, die Tüpfelung der Markstrahlzellen und des Holzparenchyms, ihre Lage in Bezug auf die trachealen Elemente, den Bau dieser letzteren etc. ganz genau betrachten und untersuchen, wie diese Einzelheiten des anatomischen Baues mit der Wasserbewegung zusammenhängen. Zur Zeit begnügen wir uns, diese Verhältnisse nur bei dem Coniferenholze näher auseinanderzusetzen zu haben.

Ob auch bei den Krautpflanzen die osmotischen Wirkungen in den oberirdischen Pflanzentheilen bei der Wasserbewegung mitwirken, mag dahingestellt werden; so viel will ich nur bemerken, dass diese Mitwirkung keine logische Nothwendigkeit hier ist. Die durch Transpiration in den Gefäßen hervorgerufene Saugung mit der Wurzelkraft zusammengenommen können hier vollständig hinreichen, um die Pflanzen mit Wasser zu versorgen und den Transpirationsstrom zu unterhalten. Trotzdem weisen manche Beobachtungen, wie z. B. der oben citirte Sachs'sche Versuch mit Halmstücken, darauf hin, dass auch bei den Krautpflanzen die Mitwirkung des osmotischen Druckes in den oberirdischen Pflanzen nicht ausgeschlossen ist.

Auch bei den Sträuchern von geringerer Höhe wäre das Saftsteigen ohne Mitwirkung der osmotischen Kräfte in den leitenden Geweben des Stengels denkbar; doch schon der Umstand, dass das Holz der Sträucher ganz übereinstimmend mit dem Holze der hohen Bäume gebaut ist, lässt auch hier auf die Mitwirkung der

Markstrahlen und des Holzparenchyms bei der Wasserbewegung schliessen. —

Ich will jetzt noch ein paar Worte über den Wahrscheinlichkeitsgrad unserer Theorie sagen.

Der Grundgedanke unserer Theorie, dass bei der Wasserbewegung in den Bäumen die durch Athmung der Markstrahlzellen und der Holzparenchymzellen frei werdenden Kräfte mitwirken, ist, wie wir gezeigt haben, eine nothwendige Folge des Gesetzes der Erhaltung der Energie; und als solche darf sie als sicher festgestellt betrachtet werden.

Anders mit den Einzelheiten der Theorie. Denselben, wie wir sie für das Saftsteigen im Coniferenholze entwickelt haben, liegen gewisse Hypothesen zu Grunde; ihr Wahrscheinlichkeitsgrad wird also theils durch die Genauigkeit, mit welcher sie die anatomischen Verhältnisse erklären, theils durch den Wahrscheinlichkeitsgrad der ihnen zu Grunde liegenden Hypothesen bedingt.

Dass die Art und Weise, wie wir uns die Mitwirkung der Markstrahlen bei der Wasserbewegung denken, den anatomischen Bau des Holzes besser als irgend eine andere Theorie des Wassersteigens zu erklären vermag, wurde hinlänglich gezeigt.

Die von uns gemachten Hypothesen sind hauptsächlich zwei:

1. Dass an besonderen Stellen der wirkenden Parenchymzellen der Filtrationswiderstand des Protoplasmas in gewissen Perioden kleiner als an den übrigen Stellen der Zelle ist.
2. Dass unter Mitwirkung der bei der Athmung frei werdenden Kräfte der Turgor der bei der Wasserbewegung wirksamen Zellen periodischen Schwankungen unterliegt.

Um auf die grosse Wahrscheinlichkeit dieser Hypothesen hinzuweisen, will ich hervorheben, dass sie beide schon für die Erklärung des Wurzeldruckes unerlässlich erscheinen.

Die erste dieser Hypothesen muss von einer jeden Theorie des Wurzeldruckes angenommen werden, um zu erklären, warum das aus dem Boden in die Wurzelparenchymzellen aufgenommene Wasser aus diesen Zellen nicht wieder nach dem Boden, sondern nach den Gefässen der Wurzeln ausgeschieden wird.

Die zweite Hypothese kann auch nicht umgangen werden, wenn wir erklären wollen, wie der im Holze strömende Saft eine

vom Zellsafte lebendiger Zellen so beträchtlich geringere Concentration haben kann, denn wir haben gesehen, dass die Ausscheidung einer so verdünnten Lösung, wie wir sie in den Holzelementen finden, ohne Turgorverminderung der ausscheidenden Zellen nicht denkbar ist. Uebrigens setzen wir durch diese Hypothesen nichts solches, was keine analogen Erscheinungen in der Pflanzenphysiologie hätte, voraus. Um ein Beispiel der periodischen in kurzen Zeiträumen wiederkehrenden Turgorschwankung zu nennen, brauchen wir uns nur auf die bekannten Erscheinungen an Seitenblättchen von *Hedysarum gyrans* zu berufen. Dass das aufgenommene Wasser oft mit einer gewissen Kraft plötzlich aus den Zellen ausgestossen wird, beweisen die so genau erforschten Erscheinungen der Reizbarkeit von *Mimosa pudica*.

Dessenungeachtet wollen wir nicht bestreiten, dass unsere Theorie, was die Einzelheiten anbetrifft, einen hypothetischen Charakter an sich trägt; nur glauben wir, dass ihr Grundgedanke auf ganz sicherem Boden steht.

---

### III.

Das polnische Manuscript der vorliegenden Arbeit war bereits in den Händen der Krakauer Akademie der Wissenschaften, als ich die Arbeit von Westermaier<sup>1)</sup>, welche den nämlichen Gegenstand betrifft, kennen gelernt habe.

Bei der deutschen Bearbeitung habe ich die Besprechung dieser Abhandlung absichtlich nicht in den ersten Theil dieser Arbeit hineingezogen, um den Gedankengang, welcher mich auf meine Theorie ganz unabhängig von der Westermaier'schen Arbeit geführt hat, bequemer darstellen zu können. Nun will ich aber mit einigen Worten die Westermaier'sche Arbeit besprechen, um seine Vor-

---

1) M. Westermaier. „Zur Kenntniss der osmotischen Leistungen des lebenden Parenchyms.“ Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, 1883, Heft 8.



stellungen über die Ursachen der Wasserbewegung mit den meinigen zu vergleichen.

Von der Unzulänglichkeit der bisherigen Theorien durchdrungen, nimmt auch Westermaier an, dass man bei der Wasserbewegung die Mitwirkung des Hadroms, d. h. der Markstrahlen und des Holzparenchyms, annehmen muss.

Da die Westermaier'sche Abhandlung bereits am 6. October 1883 der Redaction der „Berichte“ eingelaufen ist, so sehe ich mich verpflichtet, ausdrücklich zu constatiren, dass die Priorität dieses Grundgedankens einer jeden, wie ich glaube, künftigen Theorie des Saftsteigens nicht mir, sondern Westermaier gehört.

Dies constatirt, muss ich aber hervorheben, dass die Uebereinstimmung zwischen der Westermaier'schen und der meinigen Theorie nur in der Annahme, dass bei der Wasserbewegung im Holze die Markstrahlen und das Holzparenchym theilhaftig sind, besteht; die Art und Weise, wie sich Westermaier diese Theilhaftigkeit denkt, ist von der meinigen grundverschieden.

Der Unterschied zwischen meiner und der Westermaier'schen Theorie besteht nämlich darin, dass, während nach mir die Hadromzellen im Holze nur als Stempel der Saugdruckpumpen, durch welche das Wasser aufwärts getrieben wird, wirken, die Gefässe und Tracheiden aber, die Röhren dieser Pumpen, in welchen sich das Wasser fortbewegt, darstellen, bilden nach Westermaier die Hadromzellen die Strombahn des Wassers selbst, und die Gefässe und Tracheiden dienen nur, wenn ich Westermaier recht verstanden habe, so zu sagen als Reservoir, in welche das Wasser aus den Hadromzellen ausgegossen und durch deren Capillarität so lange gehalten wird, bis es wieder durch und in den Hadromzellen weiter gehoben wird.

Als Ausgangspunkt seiner Betrachtungen nimmt Westermaier keinen concreten Fall des anatomischen Baues einer bestimmten Pflanze, sondern ein willkürliches allgemeines Schema an.

In diesem Schema stellt der Verfasser ein Gefäss, an welchem an verschiedenen Niveaus *A*, *B*, *D* Markstrahlen liegen, dar. Diese Markstrahlen sind durch schief verlaufende Holzparenchymcomplexe mit einander verbunden. Angenommen, dass in dem Niveau *A* Wasser in dem Gefässe enthalten ist, und dass es auf dieser Höhe

„durch die endosmotisch wirksamen, Wasser ausscheidenden Parenchymzellen im Wurzelsystem und in dem unter *A* liegenden Stammtheil gehalten wird“, stellt sich Westermaier das Weitersteigen des Wassers in diesem Schema folgenderweise vor:

„In *B* und oberhalb *B* seien die Parenchymzellen etwas wasserarm geworden“ (wodurch?). „Sie wirken saugend auf unterliegende wasserreichere Parenchymzellen des Holzes. Auf eine gewisse Entfernung wirkt, wie wir oben sahen, diese saugende Kraft; der Abstand zwischen *A* und *B* repräsentire diese Strecke. Durch diese Saugung innerhalb des Parenchyms können also auch Zellen im Niveau *B* allmähig zu höherem Wassergehalt und schliesslich in jenen Zustand gelangen, in welchem aus ihnen Wasser in das mit verdünnter Luft gefüllte Gefässsystem hineinfiltrirt. Die ausgeschiedenen Wassertropfen lassen wir zu einer kleinen Wassersäule sich sammeln; die Wassersäule wächst nun nach beiden Richtungen hin, nach unten und nach oben; wichtig ist, dass sie sich bis zu einer gewissen Länge selbst trägt, bis dahin also nicht den Wasserstand im Gefässsystem bei *A* durch ihr Gewicht herabdrückt. Bevor aber die maximale Länge erreicht wird, ist es schon sicher ein höheres Niveau, nämlich *C*, bis zu welchem ein höherer Turgor der Parenchymzellen durch Schöpfen aus den Gefässen sich entwickelt. Jetzt kann sich wiederum die saugende Kraft des Parenchyms geltend machen. Wie vorhin abwärts von *B* nach *A* die endosmotische Saugung wirkte, so wird sie nun von *D* nach *C* sich erstrecken und zwar mit dem schliesslichen Erfolge eines höheren Wassergehaltes in *D*. Nachdem nun in *D* der hydrostatische Druck innerhalb der Parenchymzellen so hoch gestiegen ist, dass der Filtrationswiderstand der Membranen, welche Parenchym und Gefässe scheiden, überwunden wird, dann erfolgt in *D* wie vorhin in *B* Filtration in die mit verdünnter Luft gefüllten Gefässe hinein.“

„Wiederum betone ich, dass die entstehende und heranwachsende Wassersäule sich bis zu einer gewissen Länge selbst trägt. In dieser Weise gehe das Spiel fort.“

„Frägt man nun nach den wirklichen Abständen der Punkte *A*, *B*, *C*, *D*, so kann man die Distanzen *A—B* und *C—D* nach unseren obigen Erfahrungen auf 80 cm und wohl auch auf mehr veranschlagen. Die Länge der Wassersäulen aber, die sich selbst tragen, d. h. also

durch Capillarität gehalten werden, würde nach Obigem bei einem Gefässdurchmesser von 100 Mik. 5 cm, bei 25 Mik. Durchmesser 20 cm betragen.“

„Zwei Kräfte sind hiernach im Spiel: die endosmotische Kraft und die Capillarität; bewegend wirkt aber nur eine einzige, die endosmotische Kraft, und zwar theils durch Erzeugung eines hohen hydrostatischen Druckes, welcher eine Filtration in die Gefässe (Tracheiden) veranlasst, theils durch Saugung im Parenchym die Capillarität wirkt bloß haltend, nicht bewegend. So ist mit Zuhilfenahme der zwei genannten Kräfte, welche in den beiden Gewebesystemen thätig sind, das Steigen des Wassers auf beliebige Höhe construierbar.“

Wir haben hier die Westermaier'sche Theorie mit den eigenen Worten des Verfassers wiedergegeben, und zunächst müssen wir bemerken, dass die Darstellungsweise eine nur skizzenhafte und sehr wenig erschöpfende ist. Wir wissen nicht, wie sich Westermaier die Ursachen der Wirkung der Hadromzellen denkt? Warum nehmen die einen Zellen das Wasser aus den trachealen Elementen auf während die anderen Wasser in diese Elemente ausscheiden? Was ruft die zur Ursache der Wasserbewegung werdenden Unterschiede in dem Wassergehalt der Hadromzellen hervor? Das sind Fragen, auf welche wir in der Westermaier'schen Abhandlung die Antwort vermissen; es sind Lücken, welche der Verfasser ausfüllen sollte, um seine Theorie einer eingehenderen Discussion zugänglich zu machen. Doch schon jetzt lassen sich gegen die Westermaier'sche Theorie einige Bedenken anführen, die wichtig genug sind, um der ganzen Theorie einen nur sehr geringen Wahrscheinlichkeitsgrad zuzuschreiben. Diese Bedenken sind folgende:

1. Das Westermaier'sche Schema passt auf die Abiesarten, wo das die Markstrahlen untereinander verbindende Holzparenchym fehlt und wo das ganze secundäre Holz aus lauter Tracheiden und Markstrahlen besteht, nicht. Demnach ist die Westermaier'sche Theorie auf die Erklärung der Wasserbewegung im Abietineenholze nicht anzuwenden.
2. Es ist höchst unwahrscheinlich, dass die Wasserbewegung vorwiegend in den Parenchymzellen des Holzes von Zelle zu Zelle stattfindet; denn



- a) Die endosmotisch wirksamen Flächen sind zwischen den Holzparenchymzellen sehr klein, da die übereinanderliegenden Zellen durch enge stark verdickte und nur mit kleinen Tüpfeln versehene Zellwände von einander getrennt sind.
- b) Es ist längst bekannt, dass die osmotische Wasserbewegung auch dann, wenn die Bedingungen derselben viel günstiger, als im Holzparenchym sind, eine nur sehr langsame ist. Westermaier selbst hat in seiner Arbeit constatiert, dass in dem Mark von *Helianthus* das Wasser 36 bis 48 Stunden brauchte, um eine Strecke von 80 cm durchzumachen; dagegen zeigte ja Sachs<sup>1)</sup>, dass die Geschwindigkeit des Transpirationsstroms in der Pflanze auf circa 1 Meter pro Stunde angegeben werden kann. Diese Geschwindigkeit ist also ungefähr 50mal grösser, als dies aus dem Westermaier'schen Experimente zu schliessen wäre.
3. Die Westermaier'sche Theorie lässt den Einfluss, welchen die durch Transpiration in den Gefässen und Tracheiden hervorgerufene Saugung an der Wasserbewegung ausübt, unberücksichtigt. Wie sollten dann aber die Resultate der Hartig'schen Einsägungsversuche, welche die Nothwendigkeit der Luftdruckdifferenzen in verschieden hoch liegenden Tracheiden für die Wasserbewegung nachgewiesen haben erklärt werden?

Das sind die Bedenken, welche mir gegen die Westermaier'sche „Klettertheorie“ zu sprechen scheinen und welche mir die Ueberzeugung gewähren, dass meine oben dargestellte Anschauungsweise auf die Bedeutung der Hadrönzellen bei der Wasserbewegung der Wahrheit näher liegen, als die Westermaier'sche Theorie.

Zum Schluss möge noch eine eben erschienene vorläufige Mittheilung von Dr. Max Scheit<sup>2)</sup> erwähnt werden.

1) Sachs. „Ein Beitrag zur Kenntniss des aufsteigenden Saftstroms in transpirirenden Pflanzen.“ Arbeiten d. bot. Inst. in Würzburg, Bd. II, S. 182.

2) Dr. Max Scheit. „Die Wasserbewegung im Holze.“ Bot. Zeit. 1884, No. 12, 13.

Diese Arbeit hat wohl recht wenig zur Aufklärung der Frage über die Ursachen des Saftsteigens beigetragen. Als das einzige positive Resultat dieser Arbeit kann nur der Nachweis, dass durch ein geknicktes Sprosstück Wasser durchgepresst werden kann, dass also der Sachs-Dufour'sche Knickungsversuch als Beweis für die Richtigkeit der Imbibitionstheorie nicht stichhaltig ist, gelten. In dem theoretischen Theil seiner Arbeit hat Scheit sämtliche Fehler, welche R. Hartig in der Erklärung der Wasserbewegung begangen hat, angenommen, ohne aber das Richtige der Hartig'schen Arbeit angenommen zu haben.

Scheit bestreitet das Bestehen der Jamin'schen Kette in den Gefässen des Holzes, indem er nachzuweisen sucht, dass sämtliche wasserleitende Gefässe und Tracheiden nur Wasser und Wasserdampf, aber keine Luft enthalten.

Es ist ganz eigenthümlich, dass, nachdem man eine so lange Zeit hindurch die Tracheiden und Gefässe lauter Luft enthalten liess, man jetzt behaupten will, dass in diesen Elementen überhaupt gar keine Luft vorhanden ist. Aber die ganze Beweisführung, welche Scheit für diese seine Behauptung durchzuführen sucht, müssen wir als vollständig verfehlt bezeichnen.

Scheit sucht nämlich durch Versuche festzustellen, dass die Wände der Tracheiden und der Gefässe, die Schliesshäute der Tüpfel mitbegriffen, für die Luft impermeabel sind, da auch bei der Anwendung eines hohen Druckes Luft durch das gefässfreie Holz der Coniferen und Farne sich nicht durchpressen lässt. Dass in diesem Sinne die Schliesshäute der Tüpfel für Luft impermeabel sind, zweifelt wohl Niemand, seit es bekannt ist, dass die Luft innerhalb der Gefässe eine geringere Tension als in der Atmosphäre hat, über das Vermögen der Schliesshäute aber, Luft durch eine äusserst langsame Diffusion, oder besser gesagt, Dialyse durchzulassen, sagen derartige Versuche gar nichts aus. Mögen aber die Schliesshäute der Tüpfel auch vollständig für Luft impermeabel sein, so wäre doch damit die Möglichkeit des Gelangens der Luft in die Lumina der trachealen Holzelemente nicht ausgeschlossen. Es ist nämlich höchst wahrscheinlich, dass die Luft in die Tracheiden und Gefässe im gelösten Zustande mit Wasser durch die Wurzeln gelangt. Der Umstand, dass, wie aus Hartig's Arbeit mit Sicherheit zu schliessen

ist, die Tracheiden des unteren Stammtheiles mehr Luft enthalten als die Tracheiden der Baumkrone, spricht sehr für diese Anschauung. Wenn Scheit meint, dass es unwahrscheinlich ist, „dass absorbierte Luft durch die protoplasmareichen noch im Wachstum begriffenen Zellen des wasseraufnehmenden Wurzelparenchyms gelangt, ohne für den Lebensprocess Verwendung gefunden zu haben“, so ist zu bemerken, dass ja der Stickstoff, welcher sich auch im Wasser löst, keine Verwendung in Lebensprozessen findet, und dass der verbrauchte Sauerstoff durch gleiche Mengen Kohlensäure ersetzt wird; dass also diese Gase leicht mit Wasser in die trachealen Elemente gelangen können. Nebenbei mag bemerkt werden, dass die wasseraufnehmenden Wurzelparenchymzellen meistens nicht mehr im Wachstum begriffen sind, da ja bekanntlich die Wurzeln nur an der Spitze wachsen, während die Wasseraufnahme auf dem ganzen Wurzelhaare tragenden Theil erfolgt.

Wenn Scheit weiter sagt, dass uns keine Bedingungen bekannt sind, welche ein Freiwerden und Ansammeln von Luftblasen bedingen, so beweist er nur damit, wie wenig ihm gelungen ist, mit den elementaren Begriffen über die Gesetze der Absorption der Gase durch Flüssigkeiten ins Klare zu kommen. Wer so verwickelte physiologische Fragen, wie die über das Saftsteigen mit Erfolg bearbeiten will, dürfte ja wissen, dass, sobald eine Flüssigkeit, die gewisse Gase in Lösung enthält, mit einem luftleeren Raum in Berührung kommt, die gelösten Gase nothwendig aus der Flüssigkeit in diesen leeren Raum entweichen müssen. Scheit nimmt aber das Vorhandensein der luftleeren Räume in den Tracheiden und Gefässen an, und doch glaubt er behaupten zu müssen, dass in den trachealen Elementen die Bedingungen zum Freiwerden der gelösten Gase fehlen.

Uebrigens auch angenommen, dass wir, was durchaus nicht der Fall ist, das Gelangen der Luft in die Lumina der Tracheiden zu erklären nicht im Stande wären, würden wir nicht berechtigt sein, mit Scheit anzunehmen, dass in diesen Lumina überhaupt keine Luft vorhanden ist. Hätte Scheit die von ihm citirten verdienstvollen Arbeiten von R. Hartig aufmerksamer gelesen, so würde er in denselben mehrere Beweise gefunden haben, dass die Tracheidenlumina neben Wasser auch Luft enthalten. Glaubte denn Scheit,



dass alles das, was Hartig in seinen Tabellen als Luftraum auf-  
führt, thatsächlich einen nur Wasserdampf enthaltenden luftleeren  
Raum darstellt? Wenn so, wie denkt er sich dann den Umstand,  
dass diese luftleeren Räume in den unteren Baumtheilen grösser als  
in der Baumkrone sind? Aber auch in den älteren Arbeiten, wie  
in den von Faivre und Dupré: „Recherches sur les gas du murier  
et de la vigne“<sup>1)</sup>, von Böhm: „Ueber die Zusammensetzung der in  
den Zellen und Gefässen enthaltenen Luft“<sup>2)</sup> und endlich auch in dem  
Lehrbuche von Sachs<sup>3)</sup> wird der Verfasser die nöthige Belehrung  
finden, welche ihn überzeugen dürfte, dass in den Holzelementen  
Luft, wenn auch in stark verdünntem Zustande, unzweifelhaft vor-  
handen ist.

Dublany bei Lemberg, 10. April 1884.

---

1) Annales des sciences naturelles, 1866, S. 361.

2) Die landwirthschaftlichen Versuchstationen, Bd. XXI, S. 373.

3) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882, S. 382–388.

**Hysterangium rubricatum.**  
Eine neue Hymenogastreenspecies.

Von

**Dr. R. Hesse.**

Hierzu Tafel XXXII.

---

Die Arten der durch Vittadini (monogr. tub. p. 13) aufgestellten Gattung *Hysterangium* (nomen ab ὑστέρηα et ἀγγεῖον), die mit Ausnahme von *H. clathroides* Vitt.<sup>1)</sup> und *stoloniferum* Tul.<sup>2)</sup> bisher in Deutschland nicht gefunden wurden, lassen sich durch Farbe und Configuration der Gleba ihrer die Grösse einer Wallnuss nicht überschreitenden Fruchtkörper sowie durch die Dicke und Structur der Peridie leicht auseinanderhalten. Die elliptische bis lanzettliche Form ihrer mit einem Stielrest versehenen Sporen und

---

1) *Hysterangium clathroides* Vitt. kommt in Deutschland und besonders in Hessen ziemlich häufig vor. Vergl. meine Abhandlung über *Leucogaster* in den Pringsheim'schen Jahrbüchern, Bd. XIII, Heft 2. — desgl. Th. Irmisch: „Ueber die Trüffeln in der Schwarzburgischen Unterherrschaft“, Regierungs- und Nachrichtenblatt für das Fürstenthum Schwarzburg-Sondershausen 1873, No. 97, p. 387. — desgl. G. Winter, Dr. L. Rabenhorst's *Cryptogamen-Flora*, Bd. I, 13. Lfg., p. 879 sub. No. 2606. Die Dr. G. Winter'schen Angaben über die Fundorte der Hymenogastreen bedürfen sehr einer Vervollständigung; auch fehlt unter den aufgezählten Gattungen dieser Familie das oben citirte zwischen *Octaviania* und *Melanogaster* zu placirende Genus „*Leucogaster*“.

2) Vergl. G. Winter, Dr. L. Rabenhorst's *Cryptogamen-Flora*, Bd. I, 13. Lfg., p. 879 sub. No. 2609. — Auch in unmittelbarer Umgebung Marburgs kommt diese Species vereinzelt vor.

die gelatinös-knorpeligen Glebawände liefern die bereits durch den Begründer der Gattung avisirten Gattungsmerkmale, zu welchen das bei sämmtlichen bisher bekannt gewordenen *Hysterangium*species so eigenartig und conform entwickelte Mycelium hinzugezählt werden könnte.

In den Wäldern der Provinz Hessen kommt nun ausser den genannten eine noch unbeschriebene *Hysterangium*art und zwar in so ausgedehntem Maasse vor, dass man in feuchtwarmen, der Hypogaeenvegetation günstigen Jahrgängen an etlichen Fundplätzen in den Monaten Juli und August Hunderte von Fruchtkörpern innerhalb weniger Stunden sammeln kann. Die grösste Ausbeute an diesem unterirdischen Pilze dürften die lichten Buchenbestände der Umgebung Altmorschens und Spangenberg's<sup>1)</sup> gewähren, aber auch die älteren Forsten um Marburg bergen an vielen Stellen unzählige Fruchtkörper dieser Hypogaeen.<sup>2)</sup>

Das schneeweisse, flockige Mycelium dieses Pilzes, welchen ich der rothen Thonfarbe seiner Gleba wegen „*Hysterangium rubricatum*“ nennen will, ist auf sehr weite Strecken innerhalb der von abgefallenen Buchenblättern überdeckten Humusschicht des Waldbodens verbreitet. Auch in dem Sande der Kiefern, beziehungsweise in dem Backwerke, welches die Nadeln der Kiefern mit den humosen Bodenbestandtheilen bilden, findet sich dasselbe, wenn auch viel seltener, vor. Es besteht aus langen, dünnen, verzweigten, vielfach mit einander locker verschlungenen, in ihrem Verlaufe ungleich dicken, mit Querwänden und zahlreichen Schnallenzellen versehenen Hyphen (Taf. XXXII, Fig. 1 u. 2), die die zartesten Ausläufer der Buchen- und Kiefernwurzeln wie umspinnen halten. Beträchtliche Mengen von durch Schwefelsäure leicht nachzuweisendem, oxal-

1) Das Städtchen Spangenberg in Niederhessen ist von Altmorschen in etwa 1½ Stunden zu erreichen; Altmorschen ist Station der Casseler-Bebraer Bahn.

2) Sicherlich ist diese Species eine der verbreitetsten Hypogaeen der Provinz Hessen, und nur *Tuber puberulum* Berk. et Broome und *Elaphomyces variatus* Fr. dürften sie in der Häufigkeit des Vorkommens übertreffen. Letzterer tritt so gemein auf, dass wohl kaum ein wiederholt durchforsteter Buchenbestand vorhanden ist, in welchem man vergeblich nach diesem Pilze sucht. Ja, ausgedehnte Waldungen sind mir bekannt, in denen es schwer hält, eine Buche ausfindig zu machen, an deren feinstem Wurzelwerke dieser Pilz sein Heim nicht aufgeschlagen hat.



saurem Kalke (Taf. XXXII, Fig. 1 u. 2) in Form von Körnchen oder Drusen sind auf der oft bis zum Schwinden des Lumens verdickten Membran dieser Hyphen vorhanden und bedingen die schneeweisse Farbe der an sich farblosen, das Mycelium zusammensetzenden Fäden. An nicht wenigen Stellen, stets aber dort, wo das Mycelium mit der Peridie der Fruchtkörper in unmittelbarer Verbindung steht, vereinigen sich die flockigen Hyphen zu dünnen oder stärkeren Strängen, die anfänglich weiss sind, später aber eine schmutzig röthliche Farbe zeigen und welche beim Sammeln der Fruchtkörper, sobald dieses vorsichtig geschieht, an denselben haften bleiben. Ausser diesen Mycelsträngen, die den Uebergang des Myceliums zum Fruchtkörper vermitteln, kommen nicht selten Seilchen vor, die wie bei *Rhizopogon luteolus* Fr. und *Melanogaster*arten sich über beliebige Stellen der Peridie des Fruchtkörpers verbreiten und entweder nur mit letzterer oder auch mit dem Mycelium in Connex stehen. Bezüglich der Structur dieser die Mycelstränge und Seilchen componirenden Hyphen gilt das über die Mycelfäden Gesagte, sie stellen nur innigere Vereinigungen der letzteren vor.

Die Fruchtkörper, deren Reifezeit, wie schon angedeutet, in die Monate Juli und August fällt, werden von dem Mycelium meist in grösserer Zahl — bis zu 12 — erzeugt, als es bei *Hysterangium clathroides* Vitt. der Fall ist. Das Mycelium der letzteren Species vermag selbst unter den günstigsten Vegetationsbedingungen selten mehr als vier Fruchtkörper zur Entfaltung zu bringen. Liegt hierin auch kein wesentliches, für die Speciesunterscheidung heranzuziehendes Moment, so ist die Sache doch nicht ohne entwicklungsgeschichtliche Bedeutung, und dieselbe konnte deshalb leicht ermittelt werden, weil *H. clathroides* Vitt. mit *H. rubricatum* gesellig aufzutreten pflegt. In mehr als hundert Fällen überstieg die Fruchtkörperzahl am Mycelium der letztgenannten Species, die am Mycelium der Vittadini'schen Art um das Doppelte bis Dreifache. Auch bezüglich der Grösse der Fruchtkörper walten bei beiden Arten Differenzen ob. *H. clathroides* Vitt. besitzt durchschnittlich kaum haselnussgrosse Fruchtkörper, die von *H. rubricatum* erreichen meist die Grösse einer Lambertsnuss, mitunter auch die einer kleinen Wallnuss. *H. stoloniferum* Tul., welches ich bisher nur in gemischten Beständen der Eichen und Haselnusssträucher gefunden

habe, scheint in der Ausbildung der Fruchtkörperzahl und bezüglich der Grösse der Fruchtkörper die Mitte zwischen den genannten Species zu halten, mehr als sechs etwas über haselnussgrosse Fruchtkörper habe ich nicht an einem kräftig vegetirenden Mycelium entdecken können. — Die Form der Fruchtkörper von *H. rubricatum* ist im Allgemeinen rundlich bis kugelig; grössere Exemplare besitzen an dem basalen, dem Mycelium anhaftenden Theile oft eine muldenförmige Vertiefung und zeigen auch nicht selten über die Peridienoberfläche verlaufende Furchen, wodurch natürlich die Gestalt der Kugel verlassen wird. Wenn auf heisse, regenlose Zeit anhaltende Niederschläge und auf diese warme Tage folgen, findet man ab und zu Fruchtkörper, deren Peridie stellenweise geplatzt ist, und derartige sich meist nicht bis auf die Gleba erstreckende Risse erinnern dann an die für *Rhizopogon luteolus* Fr., *Octaviania asterosperma* Vitt., *Scleroderma*arten etc. längst bekannte Erscheinung des stellenweisen Platzens der Peridie, welche lediglich eine Folge des plötzlichen Aufnehmens grösserer Wassermengen nach längerer Trockenheit ist<sup>1)</sup>. Zwei durch eine schmale oder breite Verbindungsbrücke verkoppelte Fruchtkörper, sog. Zwillinge, findet man nicht gerade selten, in der Regel liegt dann die Grösse jedes einzelnen Individuums unter der normalen. — Der Pilz vegetirt durchaus hypogäisch in einer mässigen Tiefe der humosen Laub- oder Nadeldecke des Waldes. Wie seine nächsten Verwandten und wie *Leucogaster* bildet er gern die Fruchtkörper in kleinen, die Feuchtigkeit etwas länger haltenden Vertiefungen des Waldbodens oder auch in den oft mehrere Meter langen Gängen, die die Waldmäuse<sup>2)</sup> unter der Laubdecke gewühlt haben. In der Jugend sind die Fruchtkörper weiss, zur Reifezeit nehmen sie eine schmutzigröthe Farbe an. Die weisse Farbe verwandelt sich am Licht und durch das Anfassen nach und nach in ein Schmutzigröth, und schon daran erkennt man einigermaßen im Walde die Species, sicherer

1) Die Peridie kann dem schnelleren Ausdehnungsbestreben der Gleba nicht folgen, sie platzt. Eine in den Ursachen identische Erscheinung ist in der phanerogamen Welt das Platzen oder Aufreissen fleischiger Stengel- und Wurzelgebilde, wie man es an der Möhrenwurzel, dem Kohlrabi etc. beobachtet.

2) Nach meinen Erfahrungen sind die Waldmäuse die verderblichsten Feinde unserer Tuberaceen und Hymenogastreen.



freilich an der thonfarbenen, mit bläulich schimmernden Adern durchsetzten Gleba beim Anschneiden des Fruchtkörpers. Auf die für das Bestimmen der Species an dem Orte ihres Vorkommens entscheidenden Merkmale ist bei Beschreibung der Hypogaeen oft nicht die nöthige Rücksicht genommen worden und doch sind dieselben für den Pilzsammler zweifellos wichtiger als die mikroskopischen Eigenthümlichkeiten, obgleich letzteren natürlich ein die ersteren controllirender und für die endgültige Bestimmung den Ausschlag gebender Werth nicht abzusprechen ist. Die Fruchtkörper besitzen einen nur schwachen, eigenartigen Geruch, der mir etwas säuerlich vorkommt, und welchen auch das Mycelium verbreitet, wenn man an demselben behufs Feststellung von Fruchtkörpern mit Messer oder Häckchen herumarbeitet, besonders zu der Zeit, wenn die über dem Waldboden befindliche Luft reich an Wasserdampf ist. Da die Fruchtkörper sehr widerstandsfähig sind, halten sie sich viele Wochen unverändert, und man findet sie noch mit am Scheitel klaffender Gleba in den letzten Tagen des October. Was von ihnen bis dahin nicht durch Insektenlarven zerfressen und ausgehöhlt, oder durch kleine nackte Schnecken, die die Fruchtkörper oft nur annagen, aber dadurch Angriffspunkte für Saprophyten schaffen, nicht vernichtet wurde, das geht dann durch das im Spätherbst unter der Laubdecke des Waldbodens fast immer vorhandene Uebermaass von Feuchtigkeit in Fäulniss über<sup>1)</sup>. — Trocken aufbewahrte Fruchtkörper schnurren beinahe bis auf die Hälfte ihres Volumens zusammen, und ihre fast glatte Peridie wird über und über runzelig. In Spiritus conservirte Fruchtkörper nehmen eine röthlich-braune Färbung ähnlich der von *Rhizopogon rubescens* Tul. an. Giftige Stoffe scheinen die reifen Fruchtkörper nicht zu enthalten, ich habe wiederholt Stückchen des Pilzes genossen, ohne Uebelkeit zu verspüren, in die Reihe der wohlschmeckenden Pilze dürfte er jedoch nicht aufzunehmen sein.

Die Peridie des reifen Fruchtkörpers, welche ringsum geschlossen, lederartig, nahezu glatt und ca. 1,2—1,5 mm dick ist, lässt sich mit Leichtigkeit von der Gleba trennen, woraus hervorgeht, dass

1) Ein vollständiges Zerfließen der Gleba zu einer schmierigen, jauchigen Masse wie bei *Melanogaster*- und *Rhizopogon*-arten tritt niemals ein.



sie eine andere Structur wie die Gleba besitzen muss. Sie besteht aus einem Geflecht schmutzgrother, nahezu homogener, zum Theil in der Richtung der Oberfläche des Fruchtkörpers verlaufender Hyphen (Taf. XXXII, Fig. 3), von denen die an die Gleba stossenden sehr innig, die den Fruchtkörper nach aussen abgrenzenden dagegen weniger innig verbunden sind. Die letzteren sind etwas dunkler gefärbt als die ersteren und stimmen mit den Mycelfäden in der Structur und auch darin überein, dass ihren Membranen grosse Mengen von oxalsaurem Kalke auflagern, welche, so lange die Fruchtkörper jung sind, die weisse Farbe der wie mit einem zarten Flaum bedeckten Peridie hervorrufen. Dieselben Eigenthümlichkeiten besitzen auch die Hyphen, die die bereits erwähnten Seilchen der Peridie bilden. Aus der homogenen Struktur der Mycel- und der Peridialhyphen resultirt ein Stück Entwicklungsgeschichte des Fruchtkörpers. Das Mycelium bildet als erste Anlage eines Fruchtkörpers einen aus homogenen Elementen bestehenden Hyphencomplex. Grösser geworden hat der Hyphencomplex die Gestalt einer Kugel angenommen, deren Peripherie aus den Mycelfäden gleichartigen Elementen besteht und auch bei weiterem Wachsthum der Kugel für immer bestehen bleibt, während die Hyphen des Inneren der Kugel eine schliesslich zur Bildung der Gleba führende Differenzierung erfahren. Dieses bestätigt auch die mikroskopische Untersuchung. (Siehe unter Gleba.)

Die Gleba des vollständig reifen Fruchtkörpers ist knorpelhart und zeigt auf dem Querschnitt die Farbe des rothen Thons. Diese Farbe wird durch die zahlreichen, die Glebakammern beinahe gänzlich ausfüllenden Sporen hervorgerufen. Ausserdem sind in der Gleba gallertige, bläulich schimmernde Adern sichtbar, welche den Kammerwänden der Gleba entsprechen und als die feinsten Verzweigungen eines sich im centralen Theile des Fruchtkörpers ausbreitenden oder sich von dem basalen Theile des Fruchtkörpers erhebenden Gallertestockes aufgefasst werden können. Ein Schnitt, geführt von dem Scheitel des Fruchtkörpers nach dessen Basis, zeigt nämlich einen central gelegenen oder von der Ansatzstelle des Fruchtkörpers aufsteigenden Gallertestock, der etwa nach Art eines, der Blätter beraubten, aus der Krone der Eichen gehauenen Astes ein Verzweigungssystem aufweist, dessen einzelne Zweige nach den verschiede-

nen Richtungen abgehen und um so dünner erscheinen, je mehr sie sich von dem gemeinschaftlichen Stammstück entfernen. Die dendritische Verzweigung entspricht im Wesentlichen der in der Gleba von *Hysterangium clathroides* Vitt. vorhandenen. Die Kammern oder Lakunen der Gleba (Taf. XXXII, Fig. 4 k, k) haben sehr unregelmässige Form und Grösse. Im Allgemeinen sind sie sehr eng, viel länger als breit, sehr selten kommen auch rundliche vor. Sie sind um so geräumiger, je weiter sie von der Peridie des Fruchtkörpers entfernt liegen. Zur Zeit ihrer Entstehung sind sie leer, später beinahe ganz mit Sporen und verschleimten Resten der ausgedienten Basidien erfüllt. Die Kammerwände der reifen Gleba bestehen aus einem knorpeligen, im Wasser gallertig quellenden Hyphenverbande, übertreffen in der Breite oft die engen Lakunen und verzweigen sich häufig dichotom. Eine sich scharf abhebende Trama fehlt dem jugendlichen Fruchtkörper durchaus, doch ist zuweilen in dem Verlaufe der die älteren Kammerwände zusammensetzenden Fäden eine Mittelschicht parallel verlaufender Hyphen vorhanden, die eine solche andeutet. Die Hyphen der Glebakammern sind durch die gelatinöse Beschaffenheit ihrer Membranen von den Peridialhyphen sehr verschieden, ferner sind sie auch nicht so breit und namentlich in der Jugend zarter. Die gallertige Quellung dieser Hyphen geht nicht so weit, dass wie in den Kammerwänden der *Melanogastergleba* als Product der Verschmelzung gallertartiger Verdickungsschichten der Zellmembranen eine homogene Gallerte entsteht, es sind vielmehr in den glänzenden Glebawänden die einzelnen Fäden noch deutlich zu verfolgen. Der Gallertestock, dessen Herkunft bald mitgetheilt werden soll, entspricht in seinem anatomischen Baue vollständig den Kammerwänden, er ist ein aus homogenen, stark glänzenden, im Wasser bedeutend quellenden Fäden aufgebautes Hyphengeflecht. Die Ausbildung der Gleba geht auf folgende Weise vor sich.

Wie bereits erwähnt, besteht ein sehr junger, etwa die Grösse eines Tabaksamens zeigender Fruchtkörper aus einem Knäuel homogener Hyphen mit engen, zum Theil luftführenden Interstitien, an dem sich bald die Sonderung in einen peripherischen und einen centralen Theil vollzieht. Der peripherische, zur Peridie werdende Theil behält in seinen Elementen die ursprüngliche Structur bei, die



selben verflechten sich nur inniger und färben sich bald; der centrale, später die Gleba vorstellende Theil erzeugt bei weiterem mit der Peridie Schritt haltendem Wachsthum seiner glänzenden Hyphen zahlreiche dünne, zarte Zweiglein, von denen die in der Nachbarschaft der Peridie befindlichen die ersten Glebakammern entstehen lassen, indem ein grosser Theil derselben sich während des fortschreitenden Wachstums des Fruchtkörpers dichter ordnet, nesterartig gruppirt und zahlreiche, an den Enden geschwollene Seitenästchen, „die Basidien“, bildet. Platz für die letzteren entsteht durch die innige und nesterartige Gruppierung der genannten, gewissermassen die Polsterchen für die Basidien vorstellenden Seitenzweiglein. Mittlerweile hat der Fruchtkörper etwa die Grösse eines Wickensamens erreicht. Nach der Bildung der ersten, in unmittelbarer Nachbarschaft der Peridie ihren Ursprung nehmenden Glebakammern kommt es, ehe in denselben die Basidien Sporen bilden, zur Anlage der übrigen Kammern, die zunächst in der Nähe der zuerst angelegten und schliesslich in weiterer Entfernung von denselben, also nach der Mitte des Fruchtkörpers zu entstehen.<sup>1)</sup> Ein beträchtlicher, entweder am Grunde oder im Centrum des Fruchtkörpers gelegener Theil des Hyphengeflechtes bildet keine Kammern aus, er bleibt steril und repräsentirt den dendritisch verzweigten Gallertestock.

Das Hymenium (Taf. XXXII, Fig. 6 h) setzt sich aus sporenbildenden Basidien und Paraphysen zusammen. Die Basidien, welche als Zweiglein der Kammerwandhyphen entstehen, sind farblose, kurze, cylindrische, vor der Sporenbildung mit reichlichem Protoplasma und sehr zarter Haut versehene Zellen. Später verdickt sich ihre Membran gallertig. Auf jeder Basidie entstehen in den meisten Fällen zwei, selten eine und noch seltener drei Sporen, und zwar werden dieselben auf kurzen Sterigmen gebildet. Zur Reifezeit fallen die Sporen einzeln, oft auch zu zwei seitlich verkittet von den Basidien herunter, und eine jede nimmt ihr kurzes Sterigma in Gestalt eines deutlich sichtbaren Stielrestchens mit. Die Para-

1) Stets kommt es vor, dass während und nach der Bildung der Glebakammern an von der Peridie entfernt gelegenen Stellen etliche Kammern zwischen den in unmittelbarer Nähe der Peridie bereits entstandenen Lakunen nachträglich erzeugt werden.



physen sind sehr dünne, mit wenig Protoplasma versehene Hyphen, die die Basidien, ehe dieselben ihre Sporen bilden, etwa um die Hälfte ihrer Länge überragen. Sie sind nur spärlich vorhanden. — Die Sporen (Taf. XXXII, Fig. 7 u. 8) sind länglich bis elliptisch, 11–13  $\mu$  lang, c. 5  $\mu$  dick und bestehen jung aus einer sehr zarten, ungefärbten Membran, innerhalb welcher man einen sehr feinkörnigen, protoplasmatischen Inhalt und einige — gewöhnlich drei — Öltröpfchen beobachtet. Zur Reifezeit verdickt sich die stets glatt bleibende Membran gallertig und nimmt eine erdfahle Farbe an. Sporenhaufen erscheinen in der Farbe des rothen Thons. —

Durch die lederartige Peridie, durch die Structur der Gleba, durch Form und Grösse der Sporen steht *Hysterangium rubricatum* dem *H. clathroides* Vitt. nahe, unterscheidet sich aber von ihm durch die Peridienfarbe, durch die bedeutendere Grösse seiner am Mycelium zahlreich entstehenden Fruchtkörper, namentlich aber von ihm und allen übrigen zur Zeit bekannten *Hysterangium*-arten durch die rothe Thonfarbe seiner Gleba. Eine aschgraue bis olivengrüne Färbung besitzt die Gleba von *H. clathroides*, *H. membranaceum* und *H. fragile* Vitt., eine gleba pallide coerulea<sup>1)</sup> ist *H. nephriticum* Berk., lacunae fructiferae brunneo-olivaceae sind *H. Thwaitesii* Berk. et Broome eigen, und eine substantia interior, quae juniore fungo colorem veluti caeruleum ducit, postea sordide griseo-fusca efficitur, kommt *H. stoloniferum* Tul. zu. Nur *H. pompholyx* Tul. scheint in der Glebafarbe der beschriebenen Art nahe zu stehen, insofern Tulasne dieses *Hysterangium* als „*intus ex albido argillaceo-roseum tandemque obscurum*“ beschreibt. Aber abgesehen davon, dass die colorirte Gleba, welche Tulasne von dieser Species in seinen fung. hyp. auf Taf. II in Fig. 3 vorführt, bezüglich der Farbe auch nicht im entferntesten mit der von *H. rubricatum* Aehnlichkeit besitzt, unterscheidet sich letztere Species von der Tulasne'schen Art einmal durch die lederartige Peridie ihrer grösseren Fruchtkörper und andererseits durch die mit sehr deutlichem Stielrest versehenen Sporen.<sup>2)</sup>

1) Vergl. Tulasne, fung. hyp. p. 82 et sequ.

2) Tulasne (fung. hyp. p. 83) beschreibt die Consistenz der Peridie und die Sporen von *H. pompholyx* folgendermassen: Peridium crassiusculum, membranaceum et molliusculum etc.; Sporae ellipticae, sterigmate subnullo.

Wie die Elaphomyceten und Tuberaceen haben auch die Hymenogastreen eine grosse Anzahl von Feinden, die theils der Thierwelt, theils Schmarotzerpilzen angehören. Einen meines Wissens noch unbeschriebenen, höchst interessanten Schmarotzerpilz, welcher nicht selten die Fruchtkörper von *Hysterangium clathroides* Vitt. heimsucht, habe ich auffallender Weise bisher in keinem einzigen Fruchtkörper des nahe verwandten *H. rubricatum* entdecken können. Gehört deshalb die Beschreibung des Schmarotzers nicht an diese Stelle, so dürfte es doch angemessen sein, auf den Parasitismus aufmerksam zu machen, der möglicherweise zwischen der im Vorstehenden abgehandelten Hymenogastree und diesem Feinde besteht. Ich will darum in kurzen Worten sein Auftreten in der Gleba von *H. clathroides* Vitt. sowie die Veränderungen schildern, welche die Vittadini'sche Species durch den Schmarotzer erfährt.

Ein gesunder, reifer Fruchtkörper von *H. clathroides* Vitt. zeigt durchschnitten eine graugrüne bis olivenfarbige, von gelatinösen Adern durchsetzte Gleba. Zuweilen trifft man aber Fruchtkörper an, welche durchschnitten eine schwarzblau gefärbte Gleba erkennen lassen, so dass man für einen Moment wohl anzunehmen geneigt ist, man habe es mit einer anderen *Hysterangium*species zu thun. Die mikroskopische Untersuchung der letzteren zeigt jedoch sofort, dass alle für *H. clathroides* Vitt. charakteristischen Eigenschaften vorhanden sind und dass die dunklere Färbung der Gleba durch die Anwesenheit von in der Membran sattbraun gefärbten und dickbewarzten Reproductionsorganen eines Schmarotzerpilzes hervorgerufen wird, welche in grosser Zahl innerhalb der Hymenialschichte am Grunde der Basidien der Nährpflanze ihren Verbreitungsbezirk haben. Die Anwesenheit des Schmarotzers hindert *H. clathroides* Vitt. nicht an der normalen Anlage der elliptischen Sporen; ehe letztere jedoch die vollständige Reife erlangen, werden sie durch die fortschreitende Entwicklung des Schmarotzers derartig zerstört, dass nur ihre leeren Membranen restiren. Durch letztere legitimirt sich der Schmarotzer, und die dunkelbraunen Reproductionsorgane desselben bewirken die erwähnte Farbenänderung der Gleba.

## Figuren-Erklärung.

## Tafel XXXII.

Fig. 1. Locker verschlungene Mycelfäden des Pilzes, mit Körnchen und Drusen oxalsauren Kalkes reichlich besetzt; bei a Schnallenzellen. 300f. Vergr.

Fig. 2. Stück eines Mycelstranges, dessen Hyphen inniger verbunden sind. 300f. Vergr.

Fig. 3. Peridie des reifen Fruchtkörpers (350f. Vergr.). Die den Fruchtkörper nach aussen abgrenzenden Hyphen derselben (c, c) sind mit Kalkoxalat besetzt und zeigen ganz die Structur der Mycelfäden.

Fig. 4. Querschnitt durch einen jungen Fruchtkörper, der etwa die Grösse eines Wickensamens erreicht hat, und in welchem noch keine Sporenbildung erfolgt ist. (80f. Vergr.) p Peridie, G Gleba, k Lakunen, b Basidien, m Kammerwände der Gleba; bei c Basidien- und Kammerbildung.

Fig. 5. Stück einer Kammerwand desselben Fruchtkörpers, stärker vergrössert; bei h Basidien.

Fig. 6. Stück der Gleba eines soeben mit der Bildung der Sporen beginnenden Fruchtkörpers; bei h Hymenium, s Sporen, p Paraphysen, m Kammerwand. 200f. Vergr.

Fig. 7. Zwei Sporen in verschiedenen Entwicklungsstadien; a jung, b etwas älter, c reif. 450f. Vergr.

Fig. 8. Mit deutlichem Stielrest versehene, von den Basidien abgefallene Sporen.

Berichtigung. In meiner Abhandlung über „Cryptica lutea“, diese Jahrbücher Band XV, Heft 1, p. 206 et seq., bedürfen die Angaben von Vergrösserungen der beigegebenen Figuren (Tafel VI — VIII) die nachfolgende Berichtigung.

Am Schlusse der Erklärung von Fig. 4 muss statt 80f. Vergr. 50f. Vergr.

„	„	„	„	„	„	6	„	„	650f.	„	425f.	„
„	„	„	„	„	„	7	„	„	600f.	„	400f.	„
„	„	„	„	„	„	8	„	„	300f.	„	200f.	„
„	„	„	„	„	„	9	„	„	450f.	„	300f.	„
„	„	„	„	„	„	10	„	„	300f.	„	200f.	„
„	„	„	„	„	„	11	„	„	100f.	„	70f.	„
„	„	„	„	„	„	12	„	„	300f.	„	200f.	„
„	„	„	„	„	„	13	„	„	300f.	„	200f.	„
„	„	„	„	„	„	14	„	„	750f.	„	500f.	„

stehen. Da nämlich die zur Lithographie eingesandten Tafeln für das Format der Jahrbücher zu gross ausgefallen waren, mussten die auf denselben befindlichen Figuren theilweise durch photographische Aufnahme verkleinert werden. Innerhalb der „Figuren-Erklärung“ blieben aber die für die ursprünglichen Zeichnungen angegebenen Vergrösserungen stehen.

Dr. R. Hesse.



ringe Anzahl von Vertretern gefunden, und von Beobachtungsergebnissen, die als Beweismaterial für ihre Richtigkeit hätten gelten können, waren nur wenige vereinzelte vorhanden, als im Jahre 1882 unter dem Titel „Ueber das Wachsthum des Gymnospermenstammes“ eine Abhandlung von Dingler<sup>1)</sup> erschien, in welcher zum ersten Male eine eingehendere und umfassendere Darstellung des Scheitelzellwachsthums gegeben wird, wie es der Verfasser durch seine Untersuchungen für eine Anzahl gymnospermer Pflanzen constatiren konnte. Damit ist in der Lösung der Frage nach dem Scheitelwachsthum bei den Phanerogamen ein unverkennbar bedeutsamer Schritt vorwärts gethan.

Im Eingang seiner Abhandlung giebt Dingler zunächst eine Zusammenstellung der bereits vorhandenen hauptsächlichsten Litteratur über das Scheitelwachsthum des Phanerogamenstammes; er nennt Hofmeister und insbesondere Nägeli, den hervorragendsten Vertreter der Scheitelzelltheorie, als diejenigen Autoren, welche zuerst einzelne Belege für das Vorhandensein einer einzigen Scheitelzelle an den Embryonen und Wurzelscheiteln verschiedener phanerogamer Pflanzen beibrachten und so eine Richtung bezeichneten, in welcher mit zweifellosem Erfolg weiter gearbeitet worden wäre, wenn nicht alsbald die grosse Mehrzahl der Botaniker sich auf den Standpunkt der neuen Hanstein'schen Lehre gestellt hätte. Der erste Botaniker, der sofort gegen diese Einspruch erhob, war Pringsheim<sup>2)</sup>, welcher im Jahre 1869 in seiner Abhandlung „Zur Morphologie der Utricularien“ auf das Unzureichende in der Beweisführung Hanstein's aufmerksam machte und in einem besonderen Abschnitt seine eigenen Untersuchungen über den Axenscheitel von *Utricularia vulgaris* niederlegte. Er fand, dass das Wachsthum mittelst Scheitelzelle vor sich geht und gab einige Abbildungen, die die Scheitelzelle deutlich zeigen. Spätere vereinzelte Beobachtungen verschiedener anderer Autoren sind, da ihren Resultaten zumeist eine tiefere Begründung fehlt, wenig bemerkenswerth, wenn sie auch

1) Hermann Dingler. Ueber das Scheitelwachsthum des Gymnospermenstammes. München 1882. (Dissert.)

2) Pringsheim. „Zur Morphologie der Utricularien.“ Monatsber. der Berliner Akademie 1869. Sep.-Abdr. p. 21 f.

immerhin geeignet erscheinen, die Wahrscheinlichkeit des Scheitelwachstums mittelst einer einzigen Scheitelzelle darzuthun.

Weiterhin kommt Dingler zur Besprechung der neuen Auffassung Schwendener's, der ähnlich wie vor ihm Russow und Strasburger, für die Wurzelscheitel mehrerer Gefässkryptogamen und ferner für einige Coniferen-Stammscheitel mehrere Scheitelzellen angiebt und das Vorhandensein derselben bei den meisten Phanerogamenwurzeln als höchst wahrscheinlich hinstellt. Auf Grund seiner eigenen Untersuchungen widerstreitet Dingler dieser Auffassung, indem er sich zugleich den von Nägeli gegen dieselben vorgebrachten Gründen anschliesst. — Nachdem er ferner die einzelnen Thatsachen, welche gegen die, wie er sie nennt, irreleitende Haustein'sche Lehre geltend gemacht worden sind, aufgeführt und schliesslich in eingehenderer Weise die Abhandlungen, die das Scheitelwachsthum der Gymnospermen zum Gegenstande haben, besprochen, geht Dingler zur Darstellung seiner eigenen Untersuchungen selbst über. Dieselben sind, wie er in seinen einleitenden Bemerkungen sagt, veranlasst einmal durch die völlige Unkenntniss der Zelltheilungsvorgänge im phanerogamen Stammscheitel überhaupt, das andere Mal durch den Zweifel, den einzelne schon existierende Angaben über Scheitelzellwachsthum bei phanerogamen Pflanzen in ihm wachriefen: dass ein solches Unterscheidungsmerkmal, wie es zwischen dem Scheitelwachsthum der Phanerogamen und Cryptogamen in dem Fehlen bzw. Vorhandensein einer Scheitelzelle fast allgemein angenommen zu werden pflegte, thatsächlich existire. Der Verfasser wählt zur Untersuchung die Gymnospermen, weil er bei ihnen, als der den Cryptogamen am nächsten stehenden Pflanzenklasse am ehesten ein günstiges Resultat zu erzielen hofft; er untersucht zahlreiche Vertreter aus allen drei Familien derselben und gelangt bei einer Anzahl zu einem Resultat, das eine nahe Verwandtschaft zwischen dem Scheitelwachsthum der Gymnospermen und dem der Gefässkryptogamen, wie sie aus phylogenetischen Gründen auch gefordert werden darf, als zweifellos erscheinen lassen muss, nämlich zur Feststellung der Existenz einer einzigen tetraedrischen Scheitelzelle, welche in ganz gesetzmässiger Weise nach den drei Seiten des Tetraeders Tochter-



zellen abschneidet. Dieses einheitliche Ergebniss lieferte ihm die Untersuchung der folgenden Formen:

Von Cycadeen die Keimlinge einer noch unbestimmten *Ceratozamia*-Species; von Coniferen die jungen Keimpflanzen von *Picea excelsa*, *Pinus sylvestris*, *Pinus inops* (als wahrscheinlich mit Scheitelzelle wachsend wird auch *Abies balsamea* und *Pinus Laricio* genannt); weiter die Keimlinge von *Cupressus pyramidalis* Targ.-Tozz. und schliesslich von Gnetaceen die jungen Laubknospen von *Ephedra monostachya* C. A. Meyer. Eine grössere Anzahl von Zellnetzen, welche Verfasser auf drei Tafeln abbildet, zeigt eine Uebereinstimmung in der Zellenanordnung der Scheitel, die einen Zweifel über die Art des Scheitelwachthums nicht aufkommen lassen kann, vielmehr das Vorhandensein einer grossen, die Mitte des Scheitels einnehmenden Zelle von ganz charakteristischer Gestalt und die Abstammung der Nachbarzellen von dieser Scheitelzelle mit Evidenz erweist. Diese Uebereinstimmung und zumal der Umstand, dass so verschiedenen Gruppen angehörige Formen bezüglich des Wachsthums-Modus ihrer Sprossgipfel sich ganz gleich verhalten, berechtigt den Verfasser unzweifelhaft zu dem Analogieschluss, dass auch die übrigen, nicht von ihm untersuchten Gymnospermen mittelst einer einzigen tetraedrischen Scheitelzelle wachsen. Auf diesen Gegenstand werde ich weiter unten nochmals zurückzukommen haben.

In einem dritten und letzten Theile seiner Abhandlung bespricht Dingler in eingehender Weise die Sachs'sche Anschauung über die Zellwachsthums- und Zelltheilungsvorgänge in Vegetationspunkten, und indem er die für und wider dieselbe geltend gemachten Ansichten anderer Autoren erwähnt, legt er zugleich seinen eigenen Standpunkt dar; im Gegensatz zu Sachs, nach dessen Ansicht die Individualität der einzelnen Zelle gänzlich verschwindet, ist nach ihm gerade die Sprossscheitelzelle berufen, nicht nur bei den Cryptogamen, sondern auch in dem grossen Reiche der Blüthenpflanzen eine hervorragende Rolle beim Aufbau des ganzen pflanzlichen Organismus zu spielen.

Dieser Auffassung, die ja, wie schon früher erwähnt wurde, diejenige Nägeli's ist, muss ich mich durchaus anschliessen. Meine eigenen Untersuchungen phanerogamer Sprossscheitel, die ich auf



Veranlassung des Herrn Geh.-Rath Prof. Dr. Schenk im Winter 1882 begann, liessen mir die hohe Bedeutung, wie sie hier der Scheitelzelle zuerkannt wird und die ich schon aus den klaren Darstellungen Dingler's als zweifellos ansehen zu müssen glaubte, in ihrer vollen Gültigkeit erscheinen.

Diese Untersuchungen, die sich ausschliesslich auf Axenscheitel erstreckten (— Wurzelscheitel also ganz unberücksichtigt liessen —) verfolgten einen doppelten Zweck: einmal die Dingler'schen Resultate zu vervollständigen und so die Wahrscheinlichkeit, die für das Vorhandensein einer Scheitelzelle bei allen Gymnospermen spricht, noch zu erhöhen; das andere Mal, um die Frage nach dem Scheitelzellwachsthum möglicherweise auch in der Klasse der Angiospermen einer Lösung zuzuführen. Inwieweit dieser Zweck erreicht wurde, ist aus der folgenden Darstellung ersichtlich, in welcher ich lediglich die Thatsachen, wie sie mir die Untersuchung lieferte, wiedergebe, ohne auf die theoretischen Erörterungen, wie sie in jüngster Zeit auf diesem Gebiete stattgefunden, einzugehen. — Es sollen zunächst die Beobachtungen an gymnospermen Vegetationskegeln und im Anschlusse daran die für die Angiospermen erhaltenen Resultate geschildert werden.

## I. Gymnospermen.

Was zunächst das Material anbelangt, das zur Untersuchung gewählt wurde, so beschränkte ich mich auf die Sprossscheitel erwachsener Exemplare, im Gegensatz zu Dingler, der seine Beobachtungen zum grössten Theile an jungen Keimpflanzen machte; es wird sich zeigen, dass die beiderseitigen Resultate durchaus übereinstimmende sind. Die frischen Zweigknospen wurden zu einer Zeit eingebracht, in welcher das Längenwachsthum voraussichtlich bereits begonnen hatte bzw. noch nicht eingestellt war; denn es musste für sehr wahrscheinlich gelten, dass man bei Pflanzen in lebhafter Vegetation eher auf ein günstiges, positives Resultat hoffen

könne, als bei solchen, die im Ruhezustande sich befinden.<sup>1)</sup> — Um den Unannehmlichkeiten zu entgehen, die der Harzreichthum bei der Anfertigung von Schnitten bereitet, wurden die Knospenscheitel erst untersucht, nachdem sie längere Zeit in Alkohol gelegen. — Zur Aufhellung des Scheitelgewebes — und eine solche macht sich fast durchgängig nöthig — wurden verschiedene Mittel in Anwendung gebracht. Die Maceration des Zellinhaltes in der feuchten Kammer, welche Dingler gute Dienste leistete, konnte ich mit besonderem Vortheil nicht anwenden. Dagegen habe ich die Behandlung der Schnitte mit mässig starker Kalilauge, die unter Umständen allerdings viele Tage lang fortgesetzt werden musste, immer als recht praktisch befunden. — Die Wirkung, welche man durch dergleichen Hilfsmittel erzielt, ist bei verschiedenen Untersuchungsobjekten oftmals durchaus nicht ein und dieselbe, und eine allmählich erworbene Erfahrung wird daher am sichersten den Weg bezeichnen, welcher in jedem einzelnen Falle mit bestem Erfolge einzuschlagen ist. Doch möchte ich nicht unterlassen, eines Umstandes hier noch zu gedenken, der für mich immer von praktischer Wichtigkeit war: das Auswaschen der mit Kalilauge behandelten Schnitte oder Präparate mittelst destillirten Wassers, das häufig empfohlen wird, beeinträchtigte in den meisten Fällen die Durchsichtigkeit des Gewebes mehr oder weniger; deshalb liess ich vielmehr die Scheitelschnitte während des Studiums ihres Zellwandverlaufes in Kalilauge selbst liegen, indem ich immer frische Kalilauge zufließen liess und so genügende Klarheit zu erzielen vermochte. Zu öfteren Malen konnte ich ein Gemisch von Glycerin und Essigsäure zur Aufhellung des Zellinhaltes mit gutem Erfolg anwenden. Nach diesen Erörterungen, die vielleicht anderweitig zu berücksichtigen sein werden und mir deshalb nicht überflüssig erscheinen, gehe ich zur Darstellung des eigentlichen Gegenstandes selbst über.

#### A. Coniferen.

Von Coniferen untersuchte ich zunächst eine grosse Reihe von Pinus-Arten bezüglich der Form- und Grössenverhältnisse ihrer

1) Dieser Punkt findet sich auch bei Dingler (l. c. p. 43) kurz berührt.

Vegetationskegel und wählte dann die mir am günstigsten scheinenden Formen zur eingehenderen Untersuchung aus, zugleich darauf Bedacht nehmend, dass vorzüglich solche Arten, von denen noch keine Angaben über Scheitelzellwachsthum existiren, Berücksichtigung fanden.

*Pinus Abies* L. (*Picea excelsa* Lk.).

Dingler untersuchte die Vegetationskegel ganz junger Fichtenkeimlinge und fand bei ihnen eine einzige in der Mitte des Scheitels gelegene grosse Scheitelzelle von tetraedrischer Gestalt; die von ihr nach den drei Seitenflächen des Tetraeders zuletzt abgeschnittenen Segmente konnte er in den umgebenden Zellen mit grösster Sicherheit verfolgen, wie dies auch seine Abbildung (l. c. Fig. 8, Taf. II) zeigt, die an Vollständigkeit und Klarheit nichts zu wünschen übrig lässt. An anderen Keimlingen, die im Wachsthum schon etwas weiter vorgeschritten und deren Scheitel, wie er angiebt, bedeutend verbreitert waren, konnte er die Scheitelzelle nicht mehr finden; doch zweifelt er nicht, dass sie vorhanden. Und es sprechen auch hier zu gewichtige Momente mit, als dass man auf jedem Schnitte das, was man als vorhanden voraussetzen darf, sofort erblicken könnte; träten uns nicht gewisse Schwierigkeiten bei der hier behandelten Frage entgegen, so würde dieselbe ja längst ihre endgültige Lösung erfahren haben. Es ist nun aber sehr leicht erklärlich, dass die Scheitelzelle in ihrer Grösse und charakteristischen Gestalt weniger hervortritt und darum schwerer aufzufinden ist, wenn z. B. eben die letzte Theilung in ihr stattgefunden hat und sie noch nicht wieder zu ihrer definitiven Grösse herangewachsen ist; oder ferner ist es wahrscheinlich, dass man die Scheitelzelle zu einer Zeit, in der die Vegetationsthätigkeit des Sprosses schon beendet ist, nicht nur in ihrer Funktion, sondern auch in ihrer äusseren auffallenden Erscheinung zurückgetreten finden wird.

Meine Untersuchungen an *Pinus Abies* beziehen sich auf die Endknospen mehrgipfliger Stämmchen sowie auf die Knospen von seitlichen Sprossen. Der Vegetationskegel, der nach Entfernung der Knospenhüllen mit blossen Auge sehr gut als flach gewölbter Hügel zu erkennen ist, ragt mit seinem Scheitel ein Stück über die jüngsten Blattanlagen hinaus und lässt sich der letztere mit dem Messer



leicht in der Dicke einiger Zellschichten abtragen.<sup>1)</sup> Unter Anwendung von Kalilauge kann man dann häufig schon nach kurzer Zeit ein ganz klares Bild des Oberflächenzellnetzes erhalten; ein solches ist in Fig. 1 wiedergegeben: es zeigt eine, wenn auch nicht durch Grösse besonders ausgezeichnete, so doch vor allen übrigen Zellen auffallende, deutlich dreiseitig gestaltete Zelle; diese charakteristische Form schon, sowie ferner die Lage an einem bestimmten Orte, genau in der Mitte der Scheiteltuppe, und hauptsächlich die leicht zu deutende Gruppierung ihrer Nachbarzellen lassen gar nicht bezweifeln, dass dieser Zelle eine hervorragende Bedeutung beizumessen ist; ihre Bestimmung kann nur die einer Scheitelzelle sein. — Ihre Aussenwand hat, wie schon hervorgehoben wurde, die Form eines Dreiecks, dessen Seiten von nicht ganz gleicher Länge sind. Die beiden zuletzt von ihr abgeschnittenen Segmente sind ganz unverkennbar. Das jüngste (Fig. 1  $s_1$ ) ist erst vor ganz kurzer Zeit entstanden und noch ungetheilt; das vorletzte ( $s_2$   $s_2$   $s_2$ ) dagegen besteht bereits aus einer Gruppe von drei Zellen; und zwar wurde es entweder zunächst durch die Radialwand 1 in zwei Zellen, eine anodische und eine kathodische, und darauf die erstere durch eine zweite gleich gerichtete Wand 2 wieder in zwei Theile zerlegt; diese Theilungsfolge würde der von Dingler (l. c.) angegebenen entsprechen; oder aber die beiden radialen Zellwände sind gleichzeitig entstanden, was nicht entschieden werden konnte. An der Ansatzstelle der Radialen 1 erscheint die eine Scheitelzellwand gebrochen. Das drittletzte Segment war in diesem Falle in seinen Theilungen bereits so weit vorgeschritten und in seinen Umgrenzungslinien daher so verwischt, dass es nicht mehr möglich war, dasselbe mit sicheren Conturen im Bilde wiederzugeben.

Was die Längsschnitte anbelangt, so ist es nicht leicht, deren vollkommen median geführte zu erhalten; und an solchen, die mehrere Zelllagen dick sind, ist zumeist mit Bestimmtheit wenig mehr als die oft grosse, mit steilen, gegen einander gerichteten Wänden ins Innere des Gewebes vorspringende Scheitelzelle und ihr jüngstes

1) Die Anfertigung einer Serie feinsten Schnitte durch die höchste Region des Scheitels scheitert — wie auch Dingler angiebt — an der Kleinzeligkeit und Zartheit des Gewebes.

Segment zu erkennen; immerhin ist dies aber insofern von einigem Werth, als dadurch die Oberflächenansicht ergänzt und so eine Gesamtvorstellung von der vierflächigen, tetraedrischen Gestalt der Scheitelzelle gewonnen wird. Solche Bilder wie Fig. 10 in Dingler's Abhandlung kann man häufig beobachten.

Dingler (l. c.) konnte bei *Picea excelsa* sowie bei *Abies balsamea*, *Pinus inops* und *Juniperus communis* auch für die Blätter Scheitelwachsthum mittelst einer Scheitelzelle constatiren, und zwar giebt er an, dass die letztere bei der Anlage des Blattes von oben gesehen dreiseitig, später zweiseitig sei. Für *Picea excelsa* kann ich das Vorhandensein solch dreiseitiger Blattscheitelzellen bestätigen. Das Zellennetz eines Scheitels, den ich ziemlich schräg und in einiger Dicke abgeschnitten hatte, liess oberhalb der jüngsten Blattohöcker des Vegetationskegels unter den in der Hauptsache polygonal gestalteten Zellen zwei deutlich dreiseitige Zellen von gleicher Gestalt auffällig hervortreten; dieselben gehörten zwei verschieden alten Segmenten der Sprossscheitelzelle an und bildeten, ähnlich wie in Fig. 8 bei Dingler (l. c.), augenscheinlich die Mitte zweier aus je sechs bis acht Zellen bestehenden Zellgruppen. Die eine der beiden letzteren ist in Fig. 2 abgebildet: sie zeigt eine Zellenanordnung, die ganz unverkennbar den Segmentirungen einer von oben gesehen dreiseitigen Scheitelzelle entspricht, wie sie auch Dingler (l. c.) in seiner Fig. 21 in der Längsansicht schematisch dargestellt hat.  $s$  ist die ungefähr gleichseitig-dreieckige Blattscheitelzelle;  $s_1$  das zuletzt von ihr abgetrennte Segment, in dem es zu einer weiteren Theilung noch nicht gekommen; die beiden Zellen  $s_2 s_2$  bilden zweifellos das nächst ältere, sowie die Zellgruppe  $s_3 s_3 s_3 s_3$  das drittletzte Segment. In ganz ähnlicher Weise waren die Zellen in der anderen der erwähnten Zellgruppen angeordnet; die Blattscheitelzelle war hier auch noch durch ihre Grösse auffallend ausgezeichnet.

#### *Pinus orientalis* L.

Die äusseren Gestaltungsverhältnisse des Vegetationskegels bei *P. orientalis* sind ungefähr die gleichen wie bei der vorher untersuchten Form. Ebenso zeigen die Scheitel, von oben her betrachtet, ganz ähnliche Zellenanordnung wie die von *P. Abies*. Die Scheitel-

zelle fand ich hier immer von ganz besonderer Grösse und ziemlich gleichseitig-dreieckiger Gestalt, die Mitte des wenig erhobenen Kegels einnehmend. Fig. 3 zeigt ein Zellnetz, das sofort, nachdem das betreffende Präparat in Kalilauge gelegt worden war, gezeichnet werden konnte; ganz ähnliche Bilder sah ich zu wiederholten Malen. Die oberste Einstellung ergiebt bei ganz horizontal geführten Schnitten zunächst eine grosse Zelle von dreieckiger Gestalt, die Scheitelzelle *s* in Fig. 3; von ihren drei Seiten ist diejenige, welche einer zuletzt in der Scheitelzelle aufgetretenen Segmentwand entspricht, fast immer sofort dadurch zu erkennen, dass sie noch vollkommen ungebrochen verläuft, während die beiden anderen gewöhnlich schon ein- oder mehrmal geknickt erscheinen; daher lässt sich die Lage der zuletzt von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmentzelle leicht ermitteln, die ohnehin schon häufig aus der Gestalt der letzteren zweifellos ersichtlich wird; in Fig. 3 ist die schmale und noch ungetheilte Zelle *s*<sub>1</sub> dieses jüngste Segment; das vorhergehende ist ebenfalls ohne Weiteres und mit Bestimmtheit zu erkennen; es besteht aus den drei Zellen *s*<sub>2</sub> *s*<sub>2</sub> *s*<sub>2</sub> und ist seine ursprüngliche tafelförmige Gestalt durch das Auftreten der beiden radialen Theilungswände *r r*, sowie durch das Wachsthum der anliegenden Zellen bereits stark verändert. Dasselbe ist in nur noch stärkerem Masse bei dem drittletzten Segment der Fall, das in seinen Umgrenzungslinien überhaupt nicht mehr zu verfolgen war.

Längsschnitte ergeben, ganz analog den bei *Pinus Abies* beobachteten Fällen, am Scheitel des Vegetationskegels eine sehr regelmässig gestaltete dreiseitige Zelle, die um ein Beträchtliches tiefer in das Scheitelgewebe vorspringt als ihre Nachbarzellen. In Fig. 4 ist die eine von den beiden Hälften eines Scheitels dargestellt, die durch einen genau median geführten Schnitt erhalten wurden und annähernd gleiche Bilder ergaben. Beide Theile zeigten deutlich die Scheitelzelle, die, wenn auch nicht genau in der Mitte des Scheitels gelegen, doch durch ganz besondere Grösse und charakteristische Form ausgezeichnet war. Der Unterschied in den Grössenverhältnissen eben dieser Scheitelzelle und der übrigen Zellen des Scheitels war hier ein so auffallender, dass mir gerade dieser Fall als ein recht drastisches Beispiel erschien gegen das Vorhandensein einer den Vegetationskegel in continuirlichem Zuge überkleidenden



Dermatogenschicht im Hanstein'schen Sinne; diese mächtige Zelle ( $s$  in Fig. 4) würde hier sowohl dem Dermatogen wie Periblem angehören und mit ihrer Spitze sogar bis in den Pleromtheil hinabreichen.

Die der Scheitelzelle zunächst gelegenen Zellen sind ihrem Ursprung nach leicht auf die erstere zurückzuführen. Die beiden mit  $s_1$  (Fig. 4) bezeichneten bilden augenscheinlich das letzte Segment, welches schon vor einiger Zeit abgeschnitten sein muss, da es bereits durch die perikline Wand  $p$  in zwei Tochterzellen getheilt erscheint. Die Zellen  $s_3 s_3 s_3 \dots$  gehören dem drittletzten Segmente an, das jedoch in seiner basiscopen Begrenzung nicht vollkommen sicher zu ermitteln war; die beiden durchstrichenen Wände entsprechen der Periklinen  $p$  im letzten Segment.

#### *Pinus canadensis.*

Horizontal abgeschnittene Scheitel zeigten auch hier wieder häufig genug Zellnetze, die den früher gesehenen durchaus ähnlich waren. Die Scheitelzelle fand ich von der üblichen, zuweilen genau gleichseitig-dreieckigen Gestalt, die Mitte des Vegetationskegels behauptend. Die Zellen ihrer nächsten Umgebung konnte ich erst nach längerer Einwirkung von Kalilauge mit Sicherheit in ihrer Gruppierung erkennen; das Präparat z. B., dessen mittlere Zellgruppe Fig. 5 veranschaulicht, ergab erst nach ca. 14 Tagen ein sicheres Resultat: die Scheitelzelle, die als solche nicht zu verkennen war, ist wiederum von dreieckiger Form ( $s$ ); die zuletzt in ihr entstandene Wand ( $a$ ) ist wie gewöhnlich noch vollkommen eben und bezeichnet so ohne Weiteres die Lage des jüngsten Segmentes, das wir in der noch ungetheilten Zelle  $s_1$  vor uns haben. Das nächst ältere Segment ( $s_2 s_2 s_2$ ) zerfiel zunächst durch die Radialwand  $r$  in zwei Hälften, eine anodische und eine kathodische, und darauf die letztere wieder durch eine zweite, gleichgerichtete Wand  $r_1$ , die noch ziemlich schwach erschien, ebenfalls in zwei Zellen. Noch frühere Theilungszustände der Scheitelzelle ergab dieses Zellnetz nicht.

Ausser den im Vorstehenden besprochenen Pinus-Arten berücksichtigte ich bei meiner Untersuchung noch verschiedene andere, die indessen, da sie nicht immer ganz gute und voll beweiskräftige Re-

sultate lieferten, hier nicht mit aufgeführt werden sollen. In zahlreichen Fällen aber fand ich Zellgruppierungen am Scheitel, die jedenfalls mit viel grösserer Wahrscheinlichkeit für als gegen das Vorhandensein der Scheitelzelle sprachen; und zwar gilt dies sowohl für die Ansicht von oben wie für den Längsschnitt. Von diesen Fällen, in denen das Scheitelzellwachsthum nicht hinlänglich erwiesen werden konnte, habe ich in Fig. 6, welche das Oberflächenzellnetz des Vegetationskegels eines Seitensprosses von *Pinus nigra* darstellt, einen einzigen herausgegriffen, in der Hauptsache deshalb, weil hier die grosse, in der Scheitelmitte gelegene Zelle, die Scheitelzelle *s*, von oben her betrachtet, eine Gestalt zeigt, wie ich sie später bei einigen angiospermen Formen wieder zu erwähnen haben werde, die Gestalt eines ungleichseitigen Polygons. Doch schliesst dieser Umstand durchaus nicht eine Ausnahme von der bisher gültigen Regel in sich: die Scheitelzelle hatte auch hier, wie in allen vorherbetrachteten Fällen ursprünglich die Form eines annähernd gleichseitigen Dreiecks, die nur durch die radialen Theilungen in den jüngsten Segmentzellen einigermaßen verwischt wurde, indem die betreffenden Scheitelzellwände starke Breehungen erfuhren. Die jüngste Theilungswand der Scheitelzelle ist sofort kenntlich: es ist die noch ungebrochene Wand 1; demnach dürften wohl die beiden Zellen *s*<sub>1</sub> *s*<sub>1</sub> das jüngste Segment darstellen; doch konnten bestimmte Zellcomplexe nicht sicher als Segmente gedeutet werden.

#### Cupressineen.

Von Cupressineen untersuchte Dingler (l. c.) zunächst die Laubsprossscheitel von *Juniperus communis*, bei denen er aber zu einem sicheren Ergebniss nicht gelangen konnte. Ein solches erzielte er dagegen an jungen Keimlingen von *Cupressus pyramidalis* Targ.-Tozz., die, wie er anführt, nach Hofmeister's Untersuchungen mit einer zweischneidigen Scheitelzelle wachsen sollen. Dingler fand, ganz analog wie bei den übrigen daraufhin untersuchten Coniferen, Scheitelwachsthum mittelst einer einzigen tetraedriscen Scheitelzelle; er giebt zwei Oberflächenbilder, welche deren Existenz hinreichend deutlich erweisen. Mit diesem Resultat stimmen die meinigen an *Taxodium distichum* gewonnenen durch-

aus überein. Als Untersuchungsmaterial dienten mir die Vegetationskegel der überwinternden Laubspresse einiger älterer Bäume.

Die Form des Vegetationskegels ist ungefähr die wie bei den übrigen Coniferen. Eine Zellenanordnung, wie sie die Oberflächenansicht des Scheitels bietet, zeigt Fig. 7. Wiederum tritt in auffallender Weise die Dreiecksgestalt der Scheitelzelle hervor; die Grösse der letzteren ist häufig viel bedeutender als in dem hier betrachteten Falle. Die letzten in der Scheitelzelle stattgefundenen Theilungen lassen sich deutlich verfolgen: die noch ungebrochene Wand 1 ist offenbar die zuletzt entstandene; sie schnitt die Segmentzelle  $s_1$ , in welcher noch keine weitere Theilung erfolgt ist, und die durch das Wachsthum ihrer Nachbarzellen in ihrer Form bereits einigermassen verzerrt erscheint, vor nicht langer Zeit von der Mutterzelle  $s$  ab. Das nächst ältere Segment hat schon mehrfache Theilungen erfahren; es zerfiel durch zwei radiale Wände in die drei Zellen  $s_2 s_2 s_2$ , von denen die dem Segment  $s_1$  zunächst liegende durch eine Antikline wieder in zwei Zellen sich theilte. Ob die in der Figur angedeutete Umgrenzung eines drittletzten Segmentes der Wirklichkeit entspricht, kann mit Bestimmtheit nicht gesagt werden; die Theilungen desselben liessen wenig Gesetzmässigkeit erkennen.

Auch im Längsschnitt ist die Scheitelzelle bei *Taxodium* sicher aufzufinden und aus der Anordnung der in ihrer Umgebung befindlichen Zellen als Mutterzelle des Scheitelgewebes zu erkennen. Dingler (l. c.) fand in Längsschnitten des *Cupressus*-Scheitels ebenfalls die Scheitelzelle, giebt aber keine Abbildung davon. — Fig. 8 stellt einen medianen Längsschnitt durch einen ziemlich schlanken Kegel dar: die Scheitelzelle, genau in der Mitte der Scheiteltuppe gelegen, greift wie immer tief in das Scheitelgewebe hinein; ihre Wände stossen in spitzem Winkel in der Ecke des Tetraeders zusammen. Mit grösster Schärfe ist nur noch das letzte Segment  $s_1 s_1$  zu erkennen, das durch die perikline Wand  $p$  in eine äussere und eine innere Zelle getheilt worden ist. Die dicht unter der Scheitelzelle befindliche, dem zweit- oder drittletzten Segment angehörige Zellgruppe konnte ich leider nicht genügend aufhellen, und war eine sichere Umgrenzung des betreffenden Segmentes in diesem Falle nicht möglich.



## B. Gnetaceen.

Von den beiden im hiesigen botanischen Garten cultivirten Gnetaceen: *Ephedra vulgaris* und *E. andina* wurde die erstere einem eingehenderen Studium bezüglich ihres Scheitelwachsthums unterzogen. In ihren frischen Laubknospen fand ich ein vorzügliches Untersuchungsmaterial; die Vegetationskegel sind sehr zart und deshalb die Zellenanordnung der Oberfläche oft schon ohne Behandlung mit Kalilauge leicht zu erkennen; ausserdem aber sind die Scheitel von den jungen Blättchen ganz dicht umschlossen, so dass die Anfertigung feiner Querschnitte leicht gelingt. Diese nun zeigen eine Anordnung der Zellen des Scheitels, welche den Erwartungen durchaus entspricht, die man auf Grund der bei den Coniferen gewonnenen Resultate zu hegen geneigt ist. Immer wieder sehen wir die Scheitelmittle des zuweilen steil sich emporwölbenden Vegetationskegels von einer Zelle eingenommen, die durch ihre Gestalt und häufig auch durch ihre ganz besondere Grösse vor allen übrigen Zellen des Schnittes sich auszeichnet. In Fig. 9 liegt ein Fall vor, der die bei den Coniferen beobachteten Verhältnisse offenbar wiederholt; hier wie dort bildet die Aussenwand der Scheitelzelle ( $s$ ) ein annähernd gleichseitiges Dreieck, dessen Seiten hier leicht gebogen erscheinen. Die Segmentbildung, welche in den beiden Zellgruppen  $s_1 s_1$  und  $s_2 s_2 s_2$  in ihren letzten Stadien ganz sicher zu verfolgen war, findet in der gewohnten gesetzmässigen Weise statt.

Diesem Oberflächenbilde entspricht vollkommen die Zellenanordnung im optischen Längsschnitt (Fig. 10); durch dieselbe wird nun vollends die Existenz einer vierflächigen, tetraedriscen Scheitelzelle unbestreitbar. Die letztere konnte ich zu verschiedenen Malen deutlich wahrnehmen und auch mit ihren zuletzt gebildeten Segmenten zeichnen, wie es in Fig. 10 geschehen ist;  $s_1$  ist das jüngste,  $s_3$  wohl das drittletzte Segment, dessen Theilungen mit Ausnahme der Periklinen  $p$  nicht ganz deutlich zu erkennen waren.

Durch diese Ergebnisse an *Ephedra vulgaris* werden die Resultate, welche Dingler bei einer anderen Gnetacee, *Ephedra monostachya* C. A. Meyer erhielt, bestätigt. Die beiderseits gegebenen Oberflächenzellnetze (Fig. 9 und bei Dingler l. c. Fig. 15) stimmen vollkommen mit einander überein, sowohl was die Gestalt der

Scheitelzelle, als auch was ihre Theilungen betrifft. In beiden Fällen entsprechen sich die ersten Theilungen in den Segmenten, welche durch eine Radialwand (1 und 1) stattfinden.

Hiermit schliessen meine Untersuchungen an gymnospermen Sprossscheiteln, insoweit sie ganz unbestreitbar sichere Resultate ergaben, ab. Ich darf dieselben als eine vielleicht willkommene Ergänzung und Erweiterung der Untersuchungen Dingler's ansehen, der selbst „eine häufige Wiederholung der Bilder, welche eine tetraedrische Scheitelzelle zeigen“, als sehr wünschenswerth hinstellt, da eine solche, wie er erwähnt (l. c.), seinen eigenen Untersuchungen fehlt.

---

## II. Angiospermen.

In der Litteratur über Scheitelzellwachsthum sind bereits einige Abhandlungen vorhanden, welche sich auf angiosperme Pflanzen beziehen. Wie aus der schon oft erwähnten Dingler'schen Arbeit ersichtlich wird, ist Hofmeister der erste Autor, welcher der Frage nach dem Vorhandensein einer Scheitelzelle bei den Angiospermen nahe tritt; so giebt er zunächst für die jungen Embryonen der Orchideen, sowie verschiedener anderer mono- und dicotyler Pflanzen Scheitelwachsthum an. Späterhin beobachtete er dasselbe auch am Gymnospermen-Embryo, sowie an den Vegetationskegeln einer ganzen Anzahl von Mono- und Dicotylen (*Zostera*, *Secale cereale*, *Phragmites arundinacea*, *Iris*-Arten, *Robinia Pseud-acacia*, *Acer*, *Fraxinus* u. a.); indessen lassen die Resultate seiner Untersuchungen sichere Beweise vermissen. Ebenso zweifelhaft sind einige Angaben N. J. C. Müller's, der bei *Fraxinus excelsior* und *Dianthus plumarius* Scheitelzellwachsthum beobachtet haben will. Sichere Resultate, welche angethan waren, die Umstossung der mittlerweile in Aufnahme gekommenen Hanstein'schen Lehre anzubahnen, wurden erst erzielt, als Pringsheim (— wie schon p. 643 erwähnt —) für *Utricularia vulgaris* Scheitelwachsthum mittelst einer

einzigsten Scheitelzelle angegeben hatte, mit welcher Thatsache er sich ja gegen die Hanstein'sche Wachsthumstheorie wandte, und als Nägeli und Leitgeb das Vorhandensein einer einzigen Scheitelzelle an den jungen Nebenwurzeln von *Oryza*, *Limnanthemum* u. a. constatirten. Ganz gleiche Ergebnisse erhielt Nägeli einige Zeit später an den Wurzelscheiteln von *Eleocharis*, *Vallisneria*, *Callitriche*, *Alisma* und *Myriophyllum*. Weitere Veröffentlichungen über Scheitelzellwachsthum bei Angiospermen sind nicht erfolgt; nur hier und da finden sich noch einige ganz vereinzelte Notizen. So erwähnt Vöchting<sup>1)</sup> — ein Anhänger der Hanstein'schen Lehre — in seiner Abhandlung „Ueber den Bau und die Entwicklung des Stammes der Melastomeen“ gelegentlich, dass er einmal an einem Präparat von *Heterocentron roseum* einen von dem normalen völlig abweichenden Bau des Vegetationspunktes gesehen; er fand „den Scheitel dieses Vegetationspunktes eingenommen von einer Zelle, die nicht unerheblich grösser war als die Nachbarelemente, und die nach Art echter Scheitelzellen spitz in das darunterliegende Gewebe vorragte. Die auf ihrer rechten Seite befindliche Zelle war nicht viel kleiner als sie selbst, ragte ebenfalls spitz hinab, und wäre vielleicht, wenn man die frühere als Scheitelzelle aufgefasst hätte, nebst dem unter ihr liegenden kleineren Element als Segmentzelle zu deuten gewesen.“ Nach der Abbildung, die Verfasser zu dieser Bemerkung giebt, ist das Vorhandensein der Scheitelzelle nicht unwahrscheinlich, doch nicht erwiesen. — Schliesslich ist noch eine Angabe von Magnus<sup>2)</sup> zu erwähnen, der bei *Elodea canadensis* auf Radialschnitten junger Axelknospen am Scheitel eine tief in die zweite Zellschicht hineinragende keilförmige Zelle antraf, die durch stark geneigte Wände Tochterzellen abschnürte.

Wenngleich diese geringe Anzahl von Fällen, in denen eine einzige Scheitelzelle gefunden wurde, ein durchaus nicht zu unterschätzendes Material giebt, um auch in dem Gebiete der Mono- und Dicotyledonen der Hanstein'schen Lehre gegenüber einen eigenen Standpunkt einnehmen zu können, so bedarf es doch der Herbeischaffung immer neuer Beweisstücke, um diesen Standpunkt fortan

1) Bot. Abhandlg. aus dem Geb. der Morph. u. Phys., III. Bd.

2) Botanische Zeitung 1878, p. 766.



zu behaupten und der Thatsache, dass die Scheitelzelle bei den Phanerogamen vorhanden, eine grössere Glaubwürdigkeit zu verschaffen, als ihr bisher zu Theil geworden ist. Wenn ich durch die folgenden Mittheilungen Einiges zur Erreichung dieses Zieles beizutragen vermag, so erscheint mir die Aufgabe erfüllt, die ich mir in meinen ziemlich umfangreichen Untersuchungen angiospermer Stammscheitel gestellt.

Der Erforschung der Zelltheilungsvorgänge im phanerogamen Sprossscheitel stehen, wie bekannt, zumeist ziemliche Schwierigkeiten entgegen. Wenn es nun galt, die Angiospermen einer diesbezüglichen Untersuchung zu unterwerfen, so musste es angesichts dieser Thatsache, die es auch erklärlich macht, dass bisher von nur so wenigen Autoren Resultate erzielt worden sind, die dem wahren Sachverhalt thatsächlich entsprechen, angezeigt erscheinen, zunächst einmal solche Formen ins Auge zu fassen, die vermöge der Gestaltungsverhältnisse ihrer Vegetationskegel am ehesten zu der Hoffnung auf ein günstiges Ergebniss berechtigen. Zu diesem Zwecke untersuchte ich im Frühjahr sehr zahlreiche Pflanzen aus den verschiedensten Familien der Mono- und Dicotyledonen bezüglich der Grössen- und Formverhältnisse ihrer Sprossscheitel und, von dem naheliegenden Gedanken ausgehend, dass die vermuthliche Scheitelzelle am ehesten an solchen Vegetationsspitzen aufzufinden sein müsse, deren Scheitel einen möglichst kleinen Raum darbieten, wählte ich zunächst diejenigen Formen zur Untersuchung aus, welche ein recht ausgiebiges Längenwachsthum oder mit anderen Worten einen schlanken Vegetationskegel aufzuweisen hatten (*Elodea*, *Ceratophyllum*, *Utricularia* u. a.). Die Erfahrung aber lehrte, dass es auch bei ihnen eine keineswegs leichte Sache sei, sich Aufschluss über die Zelltheilungsvorgänge am Scheitel zu verschaffen. Die Aufbereitung brauchbarer, median geführter Längsschnitte scheitert zumeist an der geringen Grösse des Durchmessers und an der Zartheit der Vegetationsspitze: feine Querschnitte sind bei der Kleinheit der Objekte ebenfalls schwer zu beschaffen; man muss sich vielmehr darauf beschränken, die Scheitel in mässiger Dicke horizontal abzuschneiden und in reichlicher Menge aufhellender Flüssigkeit, ab welcher fast ausschliesslich verdünnte Aetzkalilauge angewendet wurde

•

zu untersuchen — ein Mittel, mit welchem ich in jedem Falle aus-  
gekommen bin.

Im Folgenden bespreche ich zunächst die Resultate, die mir  
die Untersuchung der Sprossscheitel mehrerer Monocotyledonen  
ergab.

*Elodea canadensis* Rich. (*Anacharis Alsinastrum* Bab.)

Der Vegetationskegel von *Elodea* ist bekanntlich ausserordent-  
lich schlank und spitz, und so muss schon eine ganz oberflächliche  
Betrachtung desselben unwillkürlich den Gedanken nahe legen, ob  
denn nicht die Wahrscheinlichkeit in diesem Falle viel eher für  
eine einzige Zelle spreche, welche am Scheitel des Kegels als Mutter-  
zelle des ganzen Sprosses functionire, als dass auf so gedrängtem  
Raum, wie ihn diese Scheitelspitze bietet, ein ganzer Zellencomplex,  
ein Meristem, durch seine Theilungen den Aufbau des Stammendes  
vermittele. In meinen Untersuchungen sehr zahlreicher Vegetations-  
kegel wurde mir diese Wahrscheinlichkeit zur Gewissheit. *Elodea*  
wächst in der That mit einer Scheitelzelle. Ich erhielt eine Anzahl  
von Schnitten, welche mit grösster Sicherheit sowohl in der An-  
sicht von oben als auch in der Längsansicht ihre Existenz erwiesen.  
Die Gestalt der Scheitelzelle gleicht der bei den Gymnospermen ge-  
fundenen vollkommen; sie schneidet entsprechend ihren drei Seiten-  
flächen Tochterzellen ab.

Behufs Betrachtung des Vegetationskegels von oben her suchte  
ich die Scheitelspitze in einiger Dicke horizontal abzuschneiden und  
in verticaler Stellung unter dem Deckglas zu fixiren, was mit einiger  
Geduld bald gelingt; dann zeigte sich, dass ganz so, wie wir es im  
vorigen Abschnitt bei den Gymnospermen gefunden, die Mitte des  
Oberflächenzellnetzes, das hier nur eine geringe Anzahl von Zellen  
enthält, von einer dreieckig gestalteten Zelle eingenommen wird,  
um welche herum die übrigen vier- und mehrseitigen Zellen grup-  
pirt sind. Diese Zelle, schon durch ihre Lage an einer fest be-  
stimmten Stelle und ihre charakteristische Gestalt vor allen ihren  
Nachbarzellen auffallend ausgezeichnet, wird noch durch einige wei-  
tere Momente in ihrer besonderen Bedeutung und Funktion erkannt.  
So spricht zunächst die Anordnung der Zellen ihrer nächsten Um-

gebung mit Sicherheit für ihre Scheitelzellnatur. Fig. 11 zeigt ein Zellennetz der Oberfläche: die Scheitelzelle  $s$  bildet ein Dreieck, dessen Seiten von nicht ganz gleicher Länge und zum Theil stark ausgebaucht und an einigen Stellen gebrochen sind. Mit Sicherheit konnten in diesem Falle drei Segmente festgestellt werden: die beiden Zellen  $s_1, s_1$  bilden zusammen das zuletzt entstandene, das schon seit geraumer Zeit abgeschnitten sein muss, da es schon eine Theilung erfahren hat und in seiner eigentlichen Gestalt bereits stark verändert ist; das vorhergehende Segment war in den drei mit  $s_2$  bezeichneten Zellen leicht zu erkennen und schliesslich auch noch ein drittletztes ( $s_3$ ) in seinen Umgrenzungslinien zu verfolgen: das letztere erschien durch eine Anzahl von radialen und antiklinen Wänden bereits in einen grösseren Zellencomplex verwandelt, dessen Theilungsfolge ich nicht mehr festzustellen vermochte. — Die Gestalt der Scheitelzelle ist, wie schon erwähnt, eine tetraedrische, wie bei den Gymnospermen; die Seitenkanten des Tetraeders sind, wenn das Präparat genügend aufgehell't ist, von ihren Ansatzstellen in den drei Ecken der Aussenwand der Scheitelzelle bis zu ihrem Vereinigungspunkt in der Tetraederspitze zu verfolgen, wie auch die Fig. 11 dies veranschaulicht. — Je nachdem die letzte Theilung vor längerer oder kürzerer Zeit in der Scheitelzelle stattgefunden hat, wird diese ihre Nachbarzellen mehr oder weniger an Grösse übertreffen.

Weniger leicht ist es, ein klares Bild des Zellwandverlaufs in der Scheitelspitze von Elodea im optischen Längsschnitt zu erhalten, da das Scheitelgewebe ausserordentlich durchsichtig wird bei der Behandlung mit Kalilauge und die tiefer gelegenen Zellschichten daher gewöhnlich zu stark durchscheinen, als dass man die in der Medianebene verlaufenden Zellwandlinien immer genau fixiren könnte. Zu wiederholten Malen konnte ich mich indessen mit Bestimmtheit von den hier herrschenden Verhältnissen überzeugen, wenn es gelang, Präparate zu erhalten, die gerade geeignet lange Zeit der Einwirkung von Kalilauge ausgesetzt gewesen. Dann zeigte sich ganz analog dem Oberflächenbilde in der Mitte der Scheitelspitze eine weit in das Scheitelgewebe eingreifende, dreiseitig gestaltete Zelle, wie sie schon Magnus (cf. p. 657) an den jungen Axelknospen derselben Pflanze gesehen hat. In Fig. 12 ist einer der Fälle zur Abbildung ausgewählt, welche die Scheitelzelle ganz besonders schön



erkennen liessen. Ich hatte dieselbe an dem betreffenden Präparat bereits in der Ansicht von oben, welche ihre dreiseitige Aussenwand nebst den in die Tiefe gehenden Tetraederkanten zeigte, gefunden und konnte ihre Existenz darauf in der Längsansicht bestätigen. Die Scheitelzelle trat hier in einer Weise hervor, wie es auffallender kaum bei den Gefässkryptogamen der Fall sein dürfte. Frühere Segmente derselben waren in den beiden Zellgruppen  $s_1 s_1$  und  $s_2$  ohne Mühe zu erkennen. Die beiden Zellen  $s_1 s_1$ , welche durch das Auftreten der periklinen Wand  $p$  entstanden, bildeten zusammen das jüngste Segment; in dem nächst älteren, ebenfalls ganz unzweifelhaften Segment ( $s_2$ ) wurde in gleicher Weise durch eine der Wand  $p$  in Segment  $s_1 s_1$  entsprechende Wand ( $p$ ) zunächst eine Aussen- und eine Innenzelle gebildet, darauf zerfiel die erstere durch die Antikline  $a$  wiederum in zwei Zellen, wohingegen die andere nochmals durch eine Perikline sich theilte. — Bei gewisser Einstellung waren an diesem Präparat auch die beiden Dreieckseiten  $aa$  (Fig. 12) der Aussenwand der Scheitelzelle, sowie die Tetraederkante  $k$  zu erkennen.

Wie schon erwähnt, fand ich eine solche Zellenanordnung, wenn auch nicht immer in so scharf ausgeprägter Weise, zu wiederholten Malen; Präparate, welche eine grosse dreiseitige Zelle in der Scheitelmittle zeigen, kann man oft genug erhalten; nur genügen dieselben nicht, um das Vorhandensein der Scheitelzelle mit Sicherheit behaupten zu können.

Was die erste Anlage der Blätter von *Elodea*<sup>1)</sup> anbelangt, so hat Nägeli<sup>2)</sup> schon vor längerer Zeit angegeben, „dass der beginnende Höcker eine Anordnung der Zellen wie bei Gefässkryptogamen zeigt,“ dass also von einer Ausbuchtung des Dermatogens,

1) Unter den zahlreichen Vegetationskegeln von *Elodea*, die ich gesehen, fand ich einige Beispiele einer ganz ungesetzmässigen Verzweigung. Oberhalb des jüngsten Blattwirtels war ein seitlicher Spross zur Entwicklung gekommen, welcher den abwärts gelegenen Elementen im Wachsthum mächtig vorausgeeilt war (Fig. 13  $ns$ ) und so den Hauptspross ( $hs$ ) aus seiner aufrechten Stellung in eine geneigte verschoben hatte. Nicht unerwähnt möchte ich hier lassen, dass am Hauptspross die dreiseitige Scheitelzelle deutlich zu erkennen war, am Nebenspross dagegen nicht aufgefunden werden konnte.

2) Annl. Bericht der 50. Versamml. deutscher Naturf. u. Aerzte 1877, Bot. Ztg. 1878.

Die Zellen sind in der Regel in Gruppen angeordnet, die durch eine gemeinsame Membran verbunden sind. Die Zellen sind in der Regel in Gruppen angeordnet, die durch eine gemeinsame Membran verbunden sind. Die Zellen sind in der Regel in Gruppen angeordnet, die durch eine gemeinsame Membran verbunden sind.

schnittenen Tochterzellen mehr oder weniger verzerrt worden ist. Fig. 14 stellt das Oberflächenzellnetz eines Vegetationskegels dar: die grosse Zelle ( $s$ ) in der Mitte bildet ganz ähnlich, wie ich es früher bei *Pinus nigra* (Fig. 6) beobachten konnte, ein Polygon, begrenzt von einer langen und fünf kürzeren, ungleich langen Seiten; um dasselbe herum sehen wir eine Anzahl zumeist fünfseitiger kleinerer Zellen gruppiert; näheres Studium zeigt, dass diese in ganz bestimmter Weise angeordnet sind: die ziemlich schmale Zelle  $s_1$  hat mit der grossen Mittenzelle  $s$  deren längste Wand (1) gemeinsam; diese ist erst in jüngster Zeit entstanden, sie verläuft noch vollkommen ungebrochen und ist bedeutend zarter als alle übrigen Wände des Zellnetzes. Die beiden Zellen  $s$  und  $s_1$  sind nichts anderes als die Scheitelzelle ( $s$ ) und ihr jüngstes Segment ( $s_1$ ). Weiterhin sind die drei Zellen  $s_2 s_2 s_2$  unzweifelhaft als zusammengehörig zu betrachten; sie bilden das vorletzte Segment, und die Wände 2, 3, 4, welche dasselbe auf seiner akroskopen Seite zum grössten Theile begrenzen, entsprechen einer der vier Tetraedflächen, welche an den Stellen, wo die radialen Theilungswände des Segmentes ansetzen, geknickt wurde; ebenso gehören die Wände 5 und 6 einer ursprünglich ebenen Wand an und stellen jetzt die dritte Seite der anfangs dreieckigen Aussenwand der Scheitelzelle dar. Zu dem drittletzten Segment gehören augenscheinlich die drei mit  $s_3$  bezeichneten Zellen und wahrscheinlich noch eine Anzahl anderer, die indessen der betreffende Schnitt nicht mehr erkennen liess. So sehen wir denn hier eine Segmentirung der Scheitelzelle vor sich gehen, die derjenigen ganz analog ist, die wir in früheren Fällen, in denen die tetraedrische Gestalt der Scheitelzelle ohne Weiteres sich ergab, zu constatiren hatten. Wir werden demnach mit vollem Recht Eulalia den Formen, für die Scheitelzellwachsthum erwiesen wurde, anreihen können.

Ganz gleiche Verhältnisse wie bei Eulalia fand ich im Vegetationspunkt von

*Saccharum officinarum* L.,

welches im Aquarium des botanischen Gartens in Cultur ist und von dem mir eine Anzahl von Sprossscheiteln zur Verfügung stand. *Saccharum* hat einen ziemlich schlanken Vegetationskegel, dessen



Gewebe ausserordentlich durchsichtig ist und sich somit ganz besonders zur Untersuchung empfiehlt. Der erste Querschnitt durch die Stengelknospe schon, der den Scheitel des Vegetationskegels getroffen, liess mich nicht im geringsten in Zweifel sein über das Vorhandensein der Scheitelzelle; er zeigte eine Zellenanordnung, die mit der bei *Eulalia* beobachteten im Allgemeinen vollkommen übereinstimmte. Dies wird ersichtlich durch einen Vergleich der beiden Oberflächenzellnetze, wie sie in Fig. 14 (*Eulalia*) und 15 (*Saccharum*) dargestellt sind: hier wie dort sehen wir die grosse, in der Mitte gelegene Scheitelzelle, die in ihrer ursprünglichen, typischen Gestalt in den einzelnen Fällen bald mehr, bald weniger verändert erscheint. Eine der Scheitelzellwände ist immer bedeutend länger und viel zarter als alle übrigen; es ist dies, wie schon erwähnt, die zuletzt gebildete Theilungswand der Scheitelzelle, welche das jüngste Segment abschnitt und, da in diesem letzteren noch keine Theilungen stattfanden, noch nicht gebrochen ist, wie die beiden anderen Scheitelzellwände. Dieses jüngste Segment erkennt man ohne weiteres in der Zelle  $s_1$ , die bereits zu ziemlicher Breite angewachsen ist; das vorletzte dürften die drei Zellen  $s_2 s_3 s_2$  zusammensetzen, während die mit  $s_3$  bezeichneten zu einem drittletzten Segment gehören. — Wenn auch hier die Zugehörigkeit einzelner Zellen zu ganz bestimmten Zellkomplexen nicht so deutlich hervortrat wie in anderen Fällen, d. h. also, die Scheitelzelle in ihren letzten Segmenten nicht ganz zweifellos sicher verfolgt werden konnte, so war doch das Bild, welches das Zellennetz im Grossen und Ganzen bot, vollkommen Beweis genug für das Vorhandensein einer einzigen in der Scheitelmittle gelegenen Zelle, einer Mutterzelle, auf welche alle übrigen Zellen ihrer Entstehung nach hinweisen.

Ein zweiter solcher Flächenschnitt, den ich anfertigte, gab im Allgemeinen genau dasselbe Bild, nur dass die Gestalt der auch hier in ihrer Grösse besonders auffallenden Scheitelzelle besser als im ersten Falle bewahrt worden war: Fig. 16;  $s_1$  ist wieder das von der Scheitelzelle  $s$  zuletzt abgeschnittene Segment. Von den umgebenden Zellen sind keine weiteren fertig aufgezeichnet, da der Scheitel sehr steil abfiel.

Dass die Zelle  $s$  im Innern des Scheitelgewebes spitz zuläuft, konnte ich bei immer niedrigerer Einstellung deutlich wahrnehmen;

ihre Querschnittsfigur verengerte sich immer mehr und mehr; auch waren mehrere ihrer Seitenkanten, die nach einem Punkte in der Tiefe des Gewebes hin convergirten, zu verfolgen (Fig. 15, 16); in einem Falle sah ich die Scheitelzelle in der Längsansicht, welche dem Oberflächenbilde völlig entsprach.

Weiterhin untersuchte ich noch einige auf dem Lande wachsende Formen, bei denen ich ebenfalls einen stark erhobenen Vegetationskegel vorfand.

#### *Festuca rubra* und *F. capillifolia*.

Die Bilder, welche die Ansicht der Scheitel von oben her ergiebt, sind bei beiden Formen immer ganz die gleichen; sobald ich nur einen gut geführten Schnitt erhielt, konnte ich auch das Vorhandensein einer Scheitelzelle constatiren. Und zwar fand ich dieselbe wieder in der charakteristischen Gestalt eines annähernd gleichseitigen Dreiecks, nie in so starkem Maasse wie bei *Eulalia* und *Saccharum* durch das Wachsthum und die Theilungen ihrer Tochterzellen verzerrt. Fig. 17 ist das Oberflächenzellnetz eines Schätels von *Festuca capillifolia*, Fig. 18 ein solches von *F. rubra*. In beiden Fällen ist die Aussenwand der Scheitelzelle ( $s$ ) von ganz derselben Form und durch dieselbe vor allen übrigen Zellen ausgezeichnet. Die tetraedrische Gestalt der Scheitelzelle ergiebt sich aus ihren Seitenkanten, welche bei wechselnder Einstellung bis zu ihrem Vereinigungspunkte in der Spitze des Tetraeders zu verfolgen sind.

Das Wachsthum der von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente geht ziemlich rasch vor sich; ich fand in allen Fällen das letzte Segment ( $s_1$ ) bereits zu bedeutender Breite herangewachsen, während die zugehörige jüngste Zellwand (Fig. 17, 18: 1) noch ganz zart war und unzweifelhaft vor erst ganz kurzer Zeit aufgetreten sein konnte. Eine Theilungswand konnte ich in dieser jüngsten Segmentzelle nie wahrnehmen. Ebenso wenig wie für die Zelle  $s_1$  kann für die beiden Zellen  $s_2 s_2$  (Fig. 17) bezüglich ihres Ursprungs ein Zweifel bestehen: sie bilden zusammen das vorletzte Segment der Scheitelzelle; die mit  $s_3$  bezeichneten Zellen gehören einem drittletzten Segment an, welches indessen in allen seinen einzelnen Elementen nicht mehr verfolgt werden konnte.

Bezüglich des Längsschnittes ist hier das, was weiter oben für den Vegetationskegel von *Eulalia* bemerkt wurde, zu wiederholen: er liefert in der Regel nichts Beweiskräftiges, immerhin aber lässt er so viel erkennen, dass die oberste Zellschicht des Scheitels nicht aus lauter gleichwerthigen Zellen zusammengesetzt ist, sondern dass eine grössere Zelle in der Scheitelmitte mit stark geneigten Wänden tiefer als alle übrigen oberflächlich gelegenen Zellen nach innen vorspringt.

#### *Panicum plicatum.*

*Panicum* zeigt denselben Wachstumsmodus der Vegetationspitze, wie die vorhergehenden Formen. Die Scheitelzelle des Sprossendes ist bestimmt vorhanden und leicht aufzufinden, zumal bei der Betrachtung des letzteren von oben her; ihre Aussenwand hat wiederum die Gestalt eines ungefähr gleichseitigen Dreiecks, die ganze Zelle die eines Tetraeders. In dem Oberflächenzellnetz, Fig. 19, ist ein Fall zur Darstellung gewählt, in welchem die Existenz dieser tetraedrischen Scheitelzelle aufs Schärfste hervortrat. Die Mitte des Zellnetzes nimmt die grosse dreieckige Zelle *s* ein, welche nach unten spitz zuläuft und um welche herum kleinere, anders gestaltete Zellen gruppiert sind. Von diesen sind mehrere sofort als Abkömmlinge der Zelle *s* zu erkennen. Die beiden kleinen Zellen *s*<sub>1</sub> *s*<sub>1</sub> bilden unverkennbar zusammen das zuletzt von der Scheitelzelle abgeschnittene Segment; die radiale Theilungswand desselben war noch sehr zart und nur schwer zu erkennen. Das nächst ältere Segment sehen wir in der Zellgruppe *s*<sub>2</sub> *s*<sub>2</sub> *s*<sub>2</sub> vor uns; an den Stellen, wo dessen beide Theilungswände an der betreffenden Scheitelzellwand ansetzen, erscheint diese leicht gebrochen. In gleicher Weise gruppieren sich die einzelnen Elemente noch älterer Segmente um die Scheitelzelle als Mittelpunkt herum; sie sind schon zu grösseren Zellcomplexen herangewachsen und in ihren Conturen nicht mehr sicher zu verfolgen, zumal da auch der Scheitel des Vegetationskegels eine nur unbedeutende Ausbreitung gewinnt und sich daher bei höchster Einstellung eine nur beschränkte Anzahl von Zellen darbietet.

Weitere Formen aus der Gruppe der Gramineen, die sich nach



allen gemachten Erfahrungen ganz vorzüglich zum Studium der Vorgänge im Vegetationspunkt eignen, wurden vorläufig eingehender nicht untersucht, weil die ganze Arbeit abgeschlossen werden sollte und ich mit den an fünf verschiedenen Arten gewonnenen, so übereinstimmenden Resultaten mich begnügen zu dürfen glaubte, um den Analogieschluss ziehen zu können, dass den Gräsern überhaupt Scheitelwachsthum mittelst einer einzigen tetraedriscen Scheitelzelle eigen sei. Ich bin überzeugt, dass an jeder Art, die sich nur einigermaassen durch geeignete Formenverhältnisse ihrer Sprossspitze zur Untersuchung empfiehlt, dasselbe Resultat zu erzielen sein wird, welches mir die wenigen Formen, deren Auswahl so ganz und gar dem Zufall anheimgegeben war, ausnahmslos lieferten.

#### *Lemna minor.*

Die Lemnaceen zeigen bekanntlich von den normalen so ausserordentlich verschiedene Sprossverhältnisse, dass es ganz besonders interessant erscheinen musste, auch bei ihnen einmal die Wachsthumsvorgänge am Sprossscheitel zu verfolgen. Wie aus Hegelmaier's Monographie<sup>1)</sup> ersichtlich wird, entstehen die vegetativen Sprosse der Lemnaceen zu zweien auf der oberen Fläche und zwar an der Basis des plattgedrückten Muttersprosses als hügelartige Vorrugungen, welche bald durch die Entwicklung der sogenannten Tasche, jenes eigenthümlichen Organs, in welches sie später ganz eingeschlossen sind, von ihrer ursprünglichen Wachstumsrichtung abgelenkt und zugleich gezwungen werden, eine flache plattgedrückte Form anzunehmen. An diesen jungen, noch nicht umgelegten und flächenartig ausgebreiteten Tochttersprossen konnte ich eine Zellenanordnung beobachten, die eine andere Erklärung des Wachsthumsvorganges als mittelst Scheitelzelle nicht zulassen dürfte. Fig. 20 ist das Bild eines der erhaltenen Oberflächenzellnetze: hier war die Scheitelzelle (*s*) ganz unverkennbar; sie trat in ihrer deutlich dreiseitigen Gestalt unter ihren vier- und mehrseitigen Nachbarzellen ganz auffallend hervor. Der Unterschied in der Länge ihrer Seitenwände war etwas auffälliger als sonst, so dass sie mehr in die

1) Hegelmaier. Die Lemnaceen. Leipzig 1868.

Länge gezogen erschien — ein Umstand indessen, dem eine wesentliche Bedeutung kaum beizumessen ist. — Beweisend für die Existenz einer einzigen Scheitelzelle ist der Zellwandverlauf in ihrer nächsten Umgebung, wie überhaupt die Zellanordnung der ganzen Scheitelregion für sie spricht. Aus der Fig. 20 ist ohne Weiteres ersichtlich, dass die Zellen  $s_1$  und  $s_2 s_2$  aus der dreieckigen Zelle  $s$  durch die Bildung antikliner Theilungswände entstanden sind.  $s_1$  bildet offenbar das jüngste, noch ungetheilte Segment; das nächst ältere zerfiel durch eine Radialwand in die beiden Zellen  $s_2 s_2$ . Noch frühere Segmente konnten als scharf umschriebene Zellgruppen nicht mehr aufgefunden werden; doch kann es nach allem Gesehenen als durchaus sicher ausgesprochen werden, dass auch hier die Segmentirung der Scheitelzelle in einer Weise stattfindet, wie sie in allen den bisher genannten Fällen zu constatiren war, in denen ja immer die Scheitelzelle in der Ansicht von oben die Gestalt eines mehr oder minder deutlich gleichseitigen Dreiecks hatte.

Wie die jungen Tochttersprosse während und nach der Taschenbildung bezüglich des Scheitelwachthums — wenn überhaupt von einem solchen dann noch die Rede sein kann — sich verhalten, habe ich weiterhin nicht verfolgt.

Dieselbe Uebereinstimmung im Sprossscheitelwachsthum, wie sie aus dem Vorstehenden für eine Reihe monocotyler Pflanzen ersichtlich wird, fand ich fernerhin auch bei einigen dicotylen Formen:

#### *Ceratophyllum submersum* L.

*Ceratophyllum* ist eine der schon früher erwähnten Wasserpflanzen, welche mir vermöge der Gestalt ihrer Vegetationskegel besonders geeignet zur Untersuchung schienen; ähnlich wie bei *Elodea* ragt bei ihm die Scheitelspitze weit über die jüngsten Blattanlagen hinaus. Dieselbe lässt, horizontal abgeschnitten und von oben betrachtet, wiederum eine im Centrum der Scheitelkuppe gelegene Zelle erkennen, der man auf Grund ihrer Lage, ihrer mehr oder minder auffallenden Grösse und ihrer charakteristisch dreieckigen Gestalt und vermöge der Anordnung der übrigen Zellen in der Scheitelregion eine andere Bedeutung und Funktion als die einer echten Scheitelzelle nicht zuschreiben kann. Die Bilder, welche ich

in der Oberflächenansicht erhielt (Fig. 21), sind mit denen, welche die Scheitel anderer früher betrachteter Formen ergaben, so übereinstimmend, dass sie immer wieder nur dieselbe Deutung zulassen können, und eine Wiederholung dieser letzteren fast überflüssig erscheinen muss. Dasselbe gilt ferner auch für die Oberflächennetze der Vegetationskegel von

*Myriophyllum verticillatum*,

von denen in Fig. 23 eines dargestellt ist. Hier wie bei *Ceratophyllum* (Fig. 21) sehen wir die Aussenwand der Scheitelzelle *s* von annähernd derselben Form: ein nicht ganz gleichseitiges Dreieck mit zum Theil gebrochenen Seitenlinien. Bei immer tieferer Einteilung verschwindet die Scheitelzelle *s* in ihren Conturen ganz allmählich, sie läuft also augenscheinlich nach unten spitz zu. Die in beiden Figuren mit 1 bezeichneten Wände entsprechen sich genau: sie sind die zuletzt entstandenen Antiklinen, welche die beiderseits noch ungetheilten jüngsten Segmentzellen *s*<sub>1</sub> *s*<sub>1</sub> von der Scheitelzelle *s* abschnitten. Dieses letztgebildete Segment ist immer aufzufinden, wenn es auch durch die späteren Wachsthumsvorgänge zuweilen schon einigermaßen verzerrt erscheint, und in der Regel auch ein zweites, in dem bereits eine oder mehrere Theilungswände aufgetreten sind (Fig. 21, 23 die mit *s*<sub>2</sub> bezeichneten Zellen). Die Umgrenzung eines drittletzten Segmentes ist wohl in vielen Fällen möglich, doch wird sie zumeist kaum Anspruch auf absolute Sicherheit machen können, da die zahlreichen Theilungswände in ihrem ursprünglichen Verlauf zum grössten Theil nicht mehr zu verfolgen sind (Fig. 23: *s*<sub>3</sub>).

Bezüglich des optischen Längsschnittes ist zu bemerken, dass derselbe bei *Ceratophyllum* deutlich und oft genug in der Scheitelmittle eine spitz nach innen zulaufende, zumeist auch durch besondere Grösse ausgezeichnete, ganz unverkennbare Scheitelzelle zeigt, über deren Umgebung ich mir indessen selten sicheren Aufschluss zu verschaffen vermochte. Nur das letzte Segment konnte ich, analog dem erhaltenen Oberflächenbilde, als schmale, durch eine antikline Wand von der Scheitelzelle abgegrenzte Zelle zumeist noch sicher verfolgen; in einem Falle erhielt ich das Bild, das in



Fig. 22 wiedergeben ist und das in prägnantester Weise die grosse Scheitelzelle  $s$  mit ihren letzten beiden Segmenten  $s_1$  und  $s_2 s_2$  zeigt. Der Totaleindruck, welchen man von dem Scheitelgewebe bei *Ceratophyllum* erhält, ist ungefähr derselbe, den ein Vegetationskegel von *Elodea* gewährt. — Längsschnitte durch den Vegetationskegel von *Myriophyllum*, der viel kürzer und bedeutend breiter als der von *Ceratophyllum* ist, ergaben keine günstigen Resultate.

In einer Abhandlung von G. Haberlandt<sup>1)</sup> findet sich eine Angabe über das Scheitelwachsthum junger Seitensprosse von *Ceratophyllum demersum*. Verfasser will hier drei „etagenförmig übereinander gelagerte Scheitelzellen“ des Pleroms, Periblems und Dermatogens gefunden haben, von denen sich die letztere am längsten erhalten und zuweilen auch noch am Muttersprossscheitel zu finden sein soll. Einen zureichenden Beweis dieses gesonderten Scheitelwachsthums giebt Verfasser übrigens nicht, wie Dingler in seiner oft citirten Arbeit p. 19 bereits erwähnt; und es kann für mich darüber gar kein Zweifel bestehen, dass Verfasser in der Zelle, die er für die übrig gebliebene Dermatogenscheitelzelle hält, nichts anderes als die Scheitelzelle des ganzen Sprosses gesehen hat.

An den Wurzelscheiteln von *Myriophyllum* ist bereits durch Nägeli, wie weiter oben schon erwähnt wurde, Scheitelwachsthum mittelst einer einzigen Scheitelzelle constatirt worden; die Vermuthung dieses Autors, dass das Scheitelwachsthum des Sprosses dem der Wurzel analog sei<sup>2)</sup>, sehe ich durch die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen bestätigt.

#### *Utricularia minor.*

Die Vegetationskegel von *Utricularia* sind schon mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen. Pringsheim<sup>3)</sup> findet, dass die Mantellage, welche nach der Hanstein'schen Theorie den Vegetationskegel continuirlich überziehen soll, bei *Utricularia* gerade an der Stelle, wo man die Scheitelzelle des Vegetationskegels zu suchen

1) G. Haberlandt. Ueber Scheitelzellwachsthum bei den Phanerogamen. Mittheilungen des naturw. Vereins zu Steiermark, 1880.

2) Botanische Zeitung 1878, p. 126.

3) cf. die p. 643 citirte Abhandlung.

hat, weniger bestimmt ist, und dass hier jedesmal ein bis zwei Zellen sich von den benachbarten Zellen der Mantellage unterscheiden und sichtlich tiefer als diese nach innen greifen. „Daneben erhält man, wenn man das Gewebe des Vegetationskegels im Ganzen betrachtet, den Eindruck, als ob der Kegel von immer kleineren in einander steckenden Schalen aufgebaut sei oder vielmehr von radiär gestellten, in einander geschobenen keilförmigen Zellmassen, die auf einen Punkt am Scheitel als ihren Gipfel hinweisen; ein Aussehen, welches ganz und gar der Vorstellung eines Aufbaues des Kegels aus Segmenten einer Scheitelzelle conform ist . . . .“ Dies alles fand ich durch meine eigenen Untersuchungen durchaus bestätigt. Was die Form der Scheitelzelle anbetrifft, so entspricht sie ganz derjenigen der Gefässkryptogamen. Fast an jedem der betrachteten Vegetationskegel fand ich die Scheitelzelle als eine von zwei in gleichem Winkel gegen einander gerichteten Seitenwänden begrenzte, grosse dreiseitige Zelle, die im Innern des Scheitelgewebes in einer scharfen Spitze endet und so ein Bild gewährt, das den in früheren Fällen gewonnenen Längsansichten der Scheitelzelle vollkommen entspricht (Fig. 24).

Bei der Betrachtung der Vegetationskegel von oben, die wegen der Einrollung der letzteren mit einigen Schwierigkeiten verknüpft ist, konnte ich einige Male mit Bestimmtheit in der Mitte des Zellnetzes eine durch ihre Grösse auffallende Zelle wahrnehmen, um welche herum kleinere Elemente im Kreise gruppiert waren. Auf diese Weise wurde die Längsansicht durch das Bild des Oberflächenzellnetzes ergänzt. — Auch Dingler (l. c. p. 10) fand, dass für Utricularia die Hanstein'sche Lehre keine Geltung hat.

### Schlussbetrachtung.

Fassen wir die Resultate zusammen, welche die Untersuchung der Vegetationspunkte der auf den vorhergehenden Blättern nach einander betrachteten Pflanzenformen lieferte, so ergibt sich Folgendes:

[illegible]



dern dass vielmehr der ganzen grossen Gruppe der Blütenpflanzen Scheitelzellwachsthum eigen sei. Diese Wahrscheinlichkeit wird um so grösser, wenn man in Betracht zieht, dass neben den in der vorliegenden Untersuchung berücksichtigten Formen, von welchen man das Vorhandensein der Scheitelzelle als wahrscheinlich voraussetzen konnte, auch diejenigen, deren Auswahl ganz und gar dem Zufall überlassen blieb, immer dasselbe Resultat lieferten. Ohne Zweifel würde die Anzahl der Fälle, die das Scheitelzellwachsthum bestimmt erweisen, beliebig zu vermehren sein, wenn man nur einmal systematisch vorgehen wollte.

Die Untersuchungen, welche der vorliegenden Abhandlung zu Grunde liegen, wurden im hiesigen botanischen Institut im Verlaufe dieses Jahres ausgeführt und bin ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Geh.-Rath Prof. Dr. Schenk, sowie Herrn Dr. Ambronn für die freundliche Unterstützung, die sie mir stets zu Theil werden liessen, zu vielem Dank verpflichtet.

Leipzig, im Dezember 1883.

## Figuren-Erklärung.

### Tafel XXXIII.

$s$  die Scheitelzelle,  $s_3 s_2 \dots$ ,  $s_2 s_1 \dots$ ,  $s_1$  die Segmente der letzteren, wie sie ihrer Entstehung nach auf einander folgen.

- Fig. 1. *Pinus Abies*. Oberflächenzellnetz eines Scheitels. Vergr. 300.
- Fig. 2. Dass. Blattscheitelzelle  $s$  mit ihren Segmenten. Vergr. 300.
- Fig. 3. *Pinus orientalis*. Oberflächenansicht eines Scheitels. Vergr. 620.
- Fig. 4. Dass. Medianer Längsschnitt. Vergr. 560.
- Fig. 5. *Pinus canadensis*. Oberflächenzellnetz. Vergr. 620.
- Fig. 6. *Pinus nigra*. Dasselbe. Vergr. 620.
- Fig. 7. *Taxodium distichum*. Dasselbe. Die punktirten Linien bezeichnen die Umgrenzung eines drittletzten Segmentes  $s_3$  der Scheitelzelle  $s$ . Vergr. 440.
- Fig. 8. Dass. Medianer Längsschnitt. Vergr. 440.
- Fig. 9. *Ephedra vulgaris*. Oberflächenzellnetz eines Scheitels. Vergr. 560.

Fig. 10. Dasselbe. Optischer Längsschnitt durch einen Vegetationskegel; die punktierten Linien waren nicht ganz sicher. Vergr. 560.

Fig. 11. *Elodea canadensis*. Oberflächennetz eines Vegetationskegels. Die Umgrenzungslinien der Segmente sind stark conturirt. Vergr. 560.

Fig. 12. Dass. Optischer Längsschnitt durch einen Vegetationskegel. V. 560.

Fig. 13. Dass. Vegetationskegel mit einem extra-axillären Seitenspross *ns*; *as* = Hauptspross, *bl* = Blattanlagen. Vergr. 210.

Fig. 14. *Eulalia japonica*. Oberflächennetz eines Scheitels. Vergr. 850.

Fig. 15. *Saccharum officinarum*. Dasselbe. Vergr. 620.

Fig. 16. Dasselbe. Vergr. 620.

Fig. 17. *Festuca capillifolia*. Dass. Vergr. 880.

Fig. 18. *Festuca rubra*. Dass. Vergr. 620.

Fig. 19. *Panicum plicatum*. Dass. Vergr. 560.

Fig. 20. *Lemna minor*. Oberflächenansicht eines jungen Tochttersprosses. Vergr. 960.

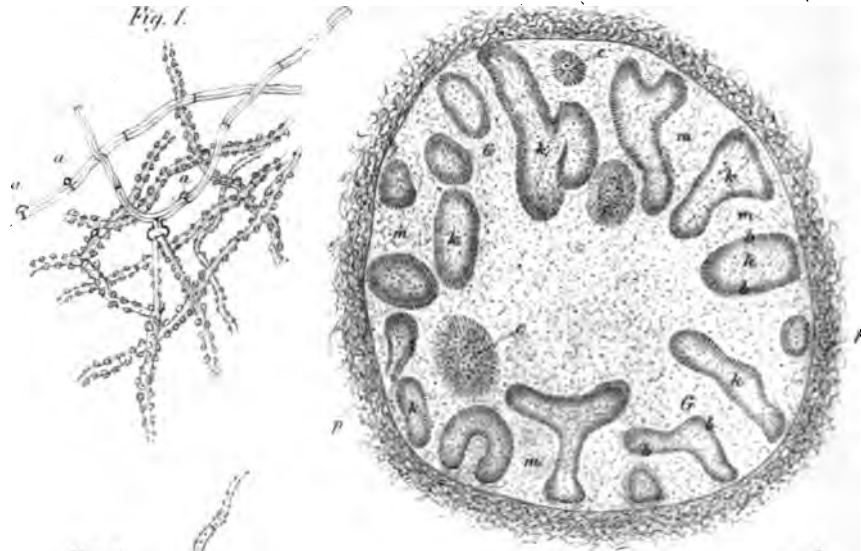
Fig. 21. *Ceratophyllum submersum*. Oberflächennetz. Vergr. 440.

Fig. 22. Dass. Optischer Längsschnitt. Vergr. 620.

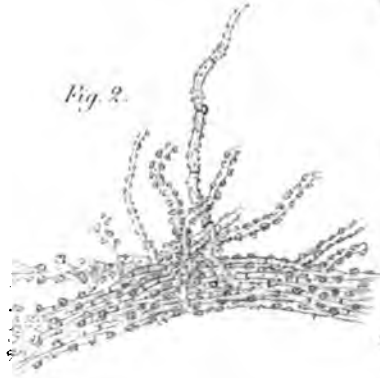
Fig. 23. *Myriophyllum verticillatum*. Oberflächennetz eines Scheitels; die Segmente sind mit starken Linien umzogen. Vergr. 560.

Fig. 24. *Utricularia minor*. Optischer Längsschnitt durch einen Vegetationskegel. Vergr. 620.

*Fig. 4.*



*Fig. 2.*



*Fig. 3.*



*Fig. 5.*



*Fig. 6.*



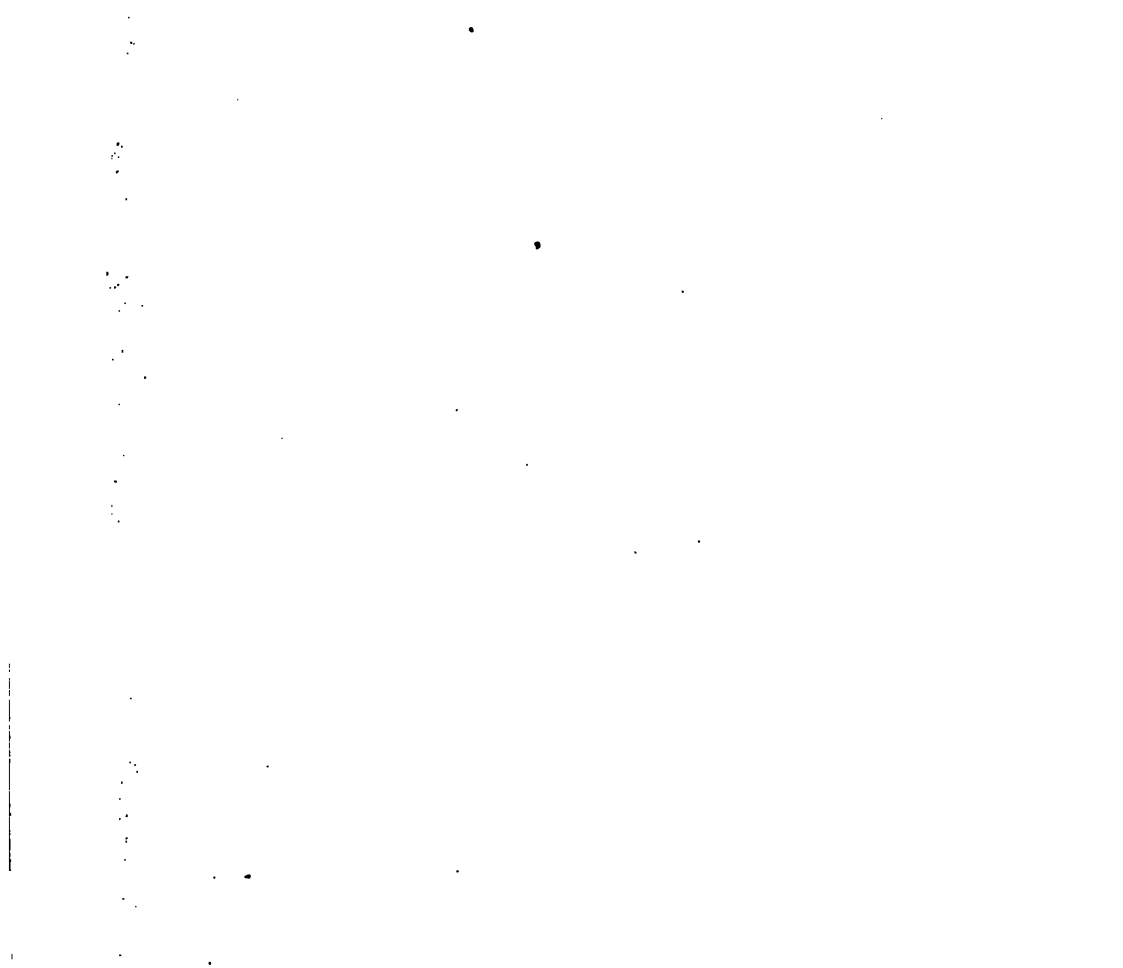
*Fig. 7.*



*Fig. 8.*







*P.*









580.5  
J25  
v.15

FALCONER  
BIOL. LIB.

NON CIRCULATING  
DO NOT REMOVE  
FROM THE LIBRARY



